

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA

ARIANE LIMA BETTIM

Resistência biótica ao hidrozoário *Podocoryna loyola* Haddad, Bettim, & Miglietta,
2014 (Cnidaria, Hydrozoa, Hydractiniidae) introduzido na Baía de Paranaguá,
Paraná

CURITIBA

2017

ARIANE LIMA BETTIM

Resistência biótica ao hidrozoário *Podocoryna loyola* Haddad, Bettim, & Miglietta,
2014 (Cnidaria, Hydrozoa, Hydractiniidae) introduzido na Baía de Paranaguá,
Paraná

Tese apresentada ao Programa de Pós-
Graduação em Zoologia, Setor de Ciências
Biológicas da Universidade Federal do Paraná,
como requisito parcial à obtenção do título de
Doutora em Zoologia.
Orientadora: Maria Angélica Haddad

CURITIBA

2017

Universidade Federal do Paraná
Sistema de Bibliotecas

Bettim, Ariane Lima

Resistência biótica ao hidrozoário *Podocoryna loyola* Haddad, Bettim, & Miglietta, 2014 (Cnidaria, Hydrozoa, Hydractiniidae) introduzido na Baía de Paranaguá, Paraná./ Ariane Lima Bettim. – Curitiba, 2017.
127 f. : il. ; 30cm.

Orientadora: Maria Angélica Haddad

Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

1. Bioinvasão. 2. Cnidários. 3. Sazonalidade. I. Título. II. Haddad, Maria Angélica. III. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

CDD (20. ed.) 593.71



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
Setor CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
Programa de Pós-Graduação ZOOLOGIA

TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em ZOOLOGIA da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da tese de Doutorado de **ARIANE LIMA BETTIM** intitulada: **Resistência biótica ao hidrozoário *Podocoryna loyola* Haddad, Bettim, & Miglietta, 2014 (Cnidaria, Hydrozoa, Hydractiniidae) introduzido na Baía de Paranaguá, Paraná**, após terem inquirido a aluna e realizado a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua Aprovação.

Curitiba, 21 de Fevereiro de 2017.


MARIA ANGÉLICA HADDAD

Presidente da Banca Examinadora (UFPR)


RAFAEL METRI

Avaliador Externo (FAFIPAR)


MAIKON DI DOMENICO

Avaliador Externo (UFPR)


LAURA PIOLI KREMER

Avaliador Externo (IFSC)


HELENA PASSERI LAVRADO

Avaliador Externo (UFRJ)

“Aprenda como se você fosse viver para sempre.
Viva como se você fosse morrer amanhã.”
(Santo Isidoro de Sevilha)

*Dedico este trabalho aos meus pais,
Assis e Marli, e minha irmã, Franciele,
por serem meu porto seguro.*

AGRADECIMENTOS

Durante o curso de doutorado, tive importantes referências de conhecimento, de afeto e de solidariedade que permitiram a minha formação e auxiliaram na construção dessa tese. Devo aqui agradecer a todos que se envolveram nessa etapa profissional/pessoal tão desafiante, por muitas vezes renovarem minha motivação na busca de conhecimento e por me fazerem acreditar que era possível.

À Dra Maria Angélica Haddad, minha orientadora, uma pessoa encantadora, com quem tenho a satisfação de conviver há muitos anos. Agradeço os ensinamentos, o aprendizado, os auxílios em campo, as discussões e contribuições, as diversas oportunidades que me proporcionou, o entusiasmo pelo meu trabalho e a confiança. A relação de amizade, com conversas abertas, os momentos culturais e de confraternização. Sou muito grata pela compreensão e apoio em todas as etapas da minha jornada científica e pessoal.

Ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia da Universidade Federal do Paraná, coordenadores, professores e secretária, por possibilitarem minha formação e pela estrutura oferecida durante o curso.

À CAPES pela bolsa de estudos concedida.

A todos os professores que avaliaram meu trabalho nas semanas do doutorando/simpósio de Zoologia, qualificação e pré-tese. Aprendi muito com seus questionamentos e sugestões, muito importantes para a elaboração do produto final.

Aos membros da banca, Dra. Helena Lavrado, Dr. Rafael Metri, Dra Laura Kremer, Dr. Maikon Di Domenico e Dra Luciana Altvater pela leitura crítica da tese e pelas importantes contribuições.

À Central de Transportes da UFPR por viabilizar as muitas viagens à Paranaguá. Ao Iate Clube de Paranaguá, na pessoa do Sr. Ozires, por permitir a realização do trabalho nas marinas do clube e no atracadouro da Ilha da Cotinga, também por disponibilizar barco e marinheiro para nosso transporte à ilha. Embora os dados coletados na Ilha da Cotinga não tenham sido utilizados, ainda, nessa tese, agradeço também ao Sr. Pedro, caseiro da ilha, que nos recebia sempre de maneira gentil, prontamente ligava o gerador para nossos aeradores e luminárias e cuidou das estruturas experimentais quando havia reformas no atracadouro.

O auxílio de inúmeras pessoas durante a fase de campo permitiu que esse trabalho fosse possível. Não irei citar nomes para não ser injusta esquecendo alguém, mas agradeço a disposição de todos que participaram tornando os campos

menos cansativos. Devo agradecer em especial, duas ajudantes, Sandy Kalb e Elisa Pladeski, na época, graduandas em Ciências Biológicas da UNESPAR, campus de Paranaguá. O comprometimento de vocês e a presença constante nos campos contribuíram muito para que essa etapa fosse mais leve e descontraída e para que o trabalho fosse concretizado.

Agradeço aos muitos estagiários que passaram pelo laboratório de Estudos de Cnidaria durante esses anos e que acabaram se envolvendo com o “planilhar” dos dados, a organização de amostras ou com o auxílio na lupa. De modo particular, agradeço à competente colega e amiga Geisy Plodowski, que dedicou várias horas na lupa para análise das placas de recrutamento. Os dados processados por vocês podem, ainda, não ter sido completamente integrados à tese, por viabilidade de tempo, mas foram essenciais para a conclusão do conteúdo aqui apresentado.

Às queridas amigas e colegas e ex-colegas de laboratório, Sussel, Camilla, Geisy, Ely, Érica, Johanna e Luana, parceiras para todas as horas.

Aos amigos de Zoologia, Salise, Lívia, Carol, Renata, Eloísa, Ísis, Pedro, Amanda e Giovanna que fizeram o dia a dia, na zoo e fora de lá, leve e alegre.

À Renatinha, Thaís Moreto e Flávia Krechemer, mesmo sem convivermos diariamente, a torcida de vocês foi muito importante.

Aos funcionários e ex-funcionários do Centro Politécnico, Cida, Tina, seu Luís e Tião, por serem tão prestativos e gentis.

Sou muito grata à Escola de Yoga Vitória Tereza Albieiro, à todos com quem convivo lá, em especial, a querida e generosa professora Vitória. Agradeço a percepção de vida que estou alcançando com a busca de uma “atenção cuidadosa” em tudo... tarefa nem simples, nem automática, mas essencial, que desacelera, esclarece e melhora muito o meu dia. O autoconhecimento e paz que estou conquistando foram essenciais para o desenvolvimento da tese nos últimos anos.

Agradeço à Cleidy Novelli e Rafael Cortiano, diretores do Colégio Estadual Roberto Langer Júnior, instituição da qual tenho orgulho de fazer parte. Agradeço pelo apoio e incentivo ao meu doutorado, por fazerem o ambiente de trabalho tão agradável. Às colegas de convívio constante Sueli, Meire, Elisângela Macedo, Edmara, Kátia e também Eliane Alarcon e Rosângela, com quem pouco convivi, mas que sempre demonstraram apoio, pelas novas amizades e parceria que tornaram menos pesada a conciliação entre escola e tese.

Devo agradecimentos aos meus alunos, mesmo que não cheguem a lê-los, por serem ainda crianças. Preciso registrar a satisfação que me proporcionaram no

exercício de repensar meu conhecimento acadêmico para enxergá-lo de diferentes pontos de vista e repassá-lo, ainda que de maneira muito simples, para receber, mesmo que só às vezes, perguntas e olhares interessados, admirados. Também, a oportunidade de exercitar novas relações humanas e valores aliviou, de alguma forma, a sobrecarga de escola e doutorado, muitas vezes trazendo-me ânimo novo para a realização da tese. Agradeço os muitos desafios, as alegrias e o grande aprendizado que tenho em sala de aula.

Agradeço às amigas biólogas Carol Cabral, Jô, Sara, Andressa e Fran (também irmã), pela nossa cumplicidade, muitas vezes, à distância, e nos poucos, mas, sinceros encontros.

De forma muito especial agradeço aos meus pais, pelos valores ensinados, pelo amor e dedicação incondicional, pelo estudo que me proporcionaram, por facilitarem de muitas formas a minha vida. E minha irmã, minha companheira da vida toda, pela preocupação, incentivo, por me ouvir. Graças ao apoio constante de vocês este trabalho foi possível.

Agradeço ao Murilo Marochi, um ser humano especial, obrigada pelo amor, pelo carinho, pela paciência, compreensão e pela calma e segurança que me traz em todos os momentos. Também agradeço a participação em várias etapas da tese e a força que me permitiu concretizá-la.

Agradeço à todos que participaram e acompanharam este trabalho.

SUMÁRIO

Introdução Geral	15
Capítulo I: Resistência biótica ao recrutamento de <i>Podocoryna loyola</i> (Cnidaria, Hydractiniidae), um hidroide introduzido na Baía de Paranaguá, Sul do Brasil.	31
Resumo.....	31
Abstract.....	31
Introdução.....	32
Materiais e Métodos.....	35
Resultados.....	40
Discussão.....	54
Referências.....	58
 Capítulo II: Resistência biótica ao longo da sucessão da comunidade contra <i>Podocoryna loyola</i> (Cnidaria, Hydractiniidae), um hidroide introduzido na Baía de Paranaguá, Sul do Brasil.	 65
Resumo.....	65
Abstract.....	66
Introdução.....	66
Materiais e Métodos.....	69
Resultados.....	73
Discussão.....	81
Referências.....	84
 Capítulo III: Efeitos da comunidade de <i>fouling</i> no desenvolvimento das colônias do hidroide <i>Podocoryna loyola</i> (Cnidaria, Hydractiniidae), introduzido na Baía de Paranaguá, Sul do Brasil	 90
Resumo.....	90
Abstract.....	90
Introdução.....	91
Materiais e Métodos.....	93
Resultados.....	96
Discussão.....	99
Referências.....	101
 Considerações Gerais	 105
 ANEXO I.....	 108
ANEXO II.....	112
Referências	113

RESUMO GERAL

Os impactos decorrentes da presença de espécies onde previamente não ocorriam têm motivado um interesse crescente em compreender os processos que diminuem a vulnerabilidade das comunidades à invasão. Muitos mecanismos ecológicos que modulam o processo de invasão estão associados à capacidade das comunidades receptoras de resistir ao invasor, isto é, à resistência biótica. As interações bióticas que limitam os organismos não-nativos dependem da composição da comunidade residente, da disponibilidade de recursos e da heterogeneidade dos fatores abióticos. Compreender a vulnerabilidade de comunidades marinhas à invasão e os possíveis impactos resultantes da presença de uma espécie exótica foram os motivos do presente estudo, que teve por objetivo avaliar a habilidade da comunidade incrustante de substratos artificiais da Foz do rio Itiberê, Baía de Paranaguá, Paraná, em resistir à colonização e ao estabelecimento de *Podocoryna loyola*, um hidroide provavelmente introduzido na área portuária de Paranaguá e em outros estuários do sul do Brasil. Para isto, placas experimentais permaneceram submersas por 24 meses e foram submetidas a diferentes tratamentos. A resistência da comunidade ao recrutamento bimestral de *P. loyola* foi avaliada comparando-se o número e a cobertura inicial das colônias do hidroide entre substratos limpos e previamente ocupados (capítulo 1). Observou-se que a comunidade residente não foi capaz de impedir a presença do hidroide, mas limitou a cobertura dos recrutas. Comparando-se comunidades com e sem *P. loyola* (respectivamente, colônias permaneciam nas placas ou eram removias quinzenalmente) (capítulo 2), foi possível avaliar a resistência dos organismos residentes pelo grau de estabilidade na composição e na estrutura da comunidade, durante sua formação e desenvolvimento. A composição e a cobertura das espécies foram comparadas entre os tratamentos. Não foram observadas muitas diferenças devido à presença de *P. loyola*, somente um morfotipo teve redução, em um curto intervalo de tempo. Esse resultado não reflete inibição do hidroide ao longo da sucessão, mas pode ser consequência da exclusão ineficiente da espécie do tratamento pareado, ou também da sazonalidade ambiental, que pode ter fornecido nichos temporais favoráveis ao estabelecimento de *P. loyola*. A resistência da comunidade ao desenvolvimento de *P. loyola*, durante o processo de sucessão, foi avaliada comparando comunidades intactas com experimentos em que os organismos, exceto o hidroide, eram removidos quinzenalmente (capítulo 3). As altas e rápidas taxas de crescimento registradas para as colônias do hidroide, nos dois tratamentos, revelaram que a

comunidade residente não representa uma barreira contra a expansão das colônias. Conclui-se que a comunidade incrustante da foz do rio Itiberê exerce fraca resistência ao estabelecimento de *P. loyola*. Somente durante as exposições bimestrais das placas registrou-se uma limitação ao recrutamento de *P. loyola*, provavelmente devido à ocupação prévia do espaço pelos organismos residentes. Em estágios sucessionais mais avançados, a comunidade não foi capaz de inibir *P. loyola*, que dominou a comunidade nos períodos de outono-inverno. Os experimentos indicam que a superioridade competitiva do hidroide, ou o aproveitamento de nichos temporais fornecidos pela sazonalidade ambiental, estão associados ao estabelecimento bem sucedido de *P. loyola*. As diferenças na resistência da comunidade à *P. loyola*, entre o recrutamento e a sucessão, exemplificam a complexidade de mecanismos que determinam o sucesso das invasões e destacam a importância de avaliar a resistência biótica em distintas escalas temporais.

Palavras-chave: *Podocoryna loyola*, bioinvasão, resistência biótica, recrutamento, sucessão, crescimento, sazonalidade.

ABSTRACT

The impacts resulting from the presence of species where previously did not occur have motivated an increasing interest in understanding the processes that reduce the vulnerability of the communities to the invasion. Many ecological mechanisms that modulate the invasion process are associated with the ability of receptor communities to resist the invader, that is, biotic resistance. The biotic interactions that will limit non-native organisms depend on the composition of the resident community, the availability of resources and the heterogeneity of the abiotic factors. Understanding the vulnerability of marine communities to the invasion and the possible impacts resulting from the presence of an exotic species were the reasons of the present study, whose objective was to evaluate the ability of the fouling community of artificial substrates at the mouth of the Itiberê River in Paranaguá Bay, Paraná, in resisting the colonization and establishment of *Podocoryna loyola*, a hydroid probably introduced in the port area of Paranaguá and in other estuaries of southern Brazil. For this, experimental plates were submerged for 24 months and were submitted to different treatments. Community resistance to bimonthly recruitment of *P. loyola* was assessed by comparing the number and initial coverage of the hydroid colonies between clean and previously occupied substrates (Chapter (chapter 1). It was observed that the resident community was not able to prevent the presence of the hydroid, but limited the coverage of the recruits. Comparing communities with and without *P. loyola* (colonies remained on the plates or were removed biweekly) (chapter 2), it was possible to evaluate the resistance of resident organisms by the degree of stability in the composition and structure of the community during its formation and development. The composition and coverage of the species were compared between treatments. No differences were observed due to the presence of *P. loyola*, only one morphotype was reduced in a short period of time. This result does not reflect hydroid inhibition throughout the succession, but may be a consequence of the ineffective exclusion of the species on paired treatment, or also the environmental seasonality, which may have provided temporal niches favorable to the establishment of *P. loyola*. Community resistance to the development of *P. loyola*, during the succession process was evaluated comparing intact communities with experiments in which organisms, except hydroid, were removed biweekly (Chapter 3). The high and rapid growth rates recorded for the colonies of the hydroid, in both treatments, revealed that the resident community does not represent a barrier against the colonies' expansion. It is concluded that the

fouling community at the mouth of the Itiberê River exerts a weak resistance to the establishment of *P. loyola*. Only during the bimonthly exposures of the plates was there a more notable limitation to the recruitment of *P. loyola*, probably due to the previous occupation of the space by the resident organisms. In more advanced successional stages, the community was not able to inhibit *P. loyola*, which dominated the community in the autumn-winter periods. The experiments indicate that the competitive superiority of the hydroid, or the utilization of temporal niches provided by the environmental seasonality, are associated to the successful establishment of *P. loyola*. The differences in community resistance to *P. loyola*, between recruitment and succession, exemplify the complexity of mechanisms that determine the success of invasions and highlight the importance of evaluate the biotic resistance at different time scales.

Key words: *Podocoryna loyola*, bioinvasion, biotic resistance, recruitment, succession, growth, seasonality

INTRODUÇÃO GERAL

Uma consequência do comércio global e da introdução de estruturas nas zonas costeiras marinhas (piers, bóias, marinas, embarcações) é o transporte e o estabelecimento de espécies em áreas além das previstas pelos padrões naturais de migração e dispersão. A introdução de espécies é reconhecidamente uma ameaça à integridade dos ecossistemas oceânicos e costeiros (Ojaveer *et al.* 2015). Além da homogeneização da biota mundial devido à crescente taxa de introduções (Drake & Lodge 2004), a presença de espécies em locais onde previamente não ocorriam pode acarretar a perda de biodiversidade nativa (Fridley *et al.* 2007; Nalepa *et al.* 2009) e alterações nos processos ecológicos das comunidades locais (Kimmerer *et al.* 1994; Eastwood *et al.* 2007). Espécies exóticas que são capazes de manter populações durante várias gerações, em uma ampla gama de ambientes a partir do local de introdução, e que atingem grandes densidades populacionais, independentemente das condições ambientais e dos fatores bióticos reguladores, causando danos ecológicos e/ou socioeconômicos, são consideradas invasoras (Catford *et al.* 2012; Mineur *et al.* 2012).

A invasão de espécies devido a atividades antrópicas é expressiva em habitats costeiros, estuarinos ou marinhos, de muitas regiões do globo (Rilov & Crooks 2009). Nesses ecossistemas, componentes significativos das assembleias não-nativas são os organismos que constituem o chamado *biofouling* (Byrnes *et al.* 2007; Ruiz *et al.* 2009) que inclui uma grande variedade de táxons cujo hábito de vida é predominante sésil, como ostras, mexilhões, cracas, hidroides, anêmonas, briozoários, ascídias, esponjas e algas. Esses organismos, vivem incrustados em qualquer substrato consolidado presente no mar e criam habitats para organismos sedentários e errantes associados, tais como poliquetas, caranguejos, camarões, crustáceos tubícolas, platelmintos, gastrópodes e peixes (Wahl 2009).

Embora as zonas costeiras marinhas estejam entre os ecossistemas mais invadidos (Carlton 1996), as invasões nesse ambiente são menos estudadas do que nos ambientes terrestres e de água doce (Grosholz 2002; Lenz *et al.* 2011). Existem várias lacunas no conhecimento acerca do processo de invasão do *biofouling*, tendo em vista que a maioria dos estudos é realizada na zona temperada (Floerl *et al.* 2004; Krasso *et al.* 2008; Lockwood & Somero 2011; Collin *et al.* 2013) e os padrões que buscam explicar cada uma das etapas da invasão dependem do fator investigado para determinada espécie, em um dado local, o que restringe a

generalização do conhecimento entre regiões (Ruiz *et al.* 2009; Lenz *et al.* 2011; Marques 2011; Robinson *et al.* 2017).

A maioria das populações não-nativas falha em se estabelecer em novos locais geográficos, visto que o grau de invasibilidade de um ecossistema depende de vários fatores físicos e biológicos (Catford *et al.* 2012). Os fatores abióticos agem como um filtro inicial que limita o estabelecimento de espécies exóticas em áreas com condições próximas àsquelas do ambiente nativo (Olyarnik *et al.* 2009). Quando o filtro abiótico é superado, a habilidade de invasão pode ser determinada por uma variedade de fatores (atividades antrópicas, distúrbios ambientais, interações bióticas) que, em conjunto, afetam a quantidade e qualidade de inóculos do invasor, a disponibilidade de recursos e as respostas das espécies exóticas em relação às já residentes no local (Olyarnik *et al.* 2009).

As interações bióticas estão entre os principais obstáculos contra o assentamento, estabelecimento e subsequente propagação de espécies não-nativas (Kimbrow *et al.* 2013). Uma das primeiras explicações para a variação no sucesso da invasão foi a de que as comunidades nativas têm diferentes habilidades para prevenir invasões, com níveis distintos de “Resistência Biótica” (Elton 1958). Esta hipótese clássica propõe que a resistência de comunidades mais diversas é maior, possivelmente devido à utilização mais completa dos recursos disponíveis, restando menos para um potencial invasor (Cleland *et al.* 2004), ou porque muitos papéis ecológicos já estão preenchidos, de modo que uma nova espécie sofre forte competição e predação (Ruesink 2007). Dessa forma, a resistência biótica se caracteriza como a capacidade de uma comunidade residente repelir ou reduzir o sucesso de espécies invasoras através de interações negativas (Olyarnik *et al.* 2009; Rius *et al.* 2014; Kremer & Rocha 2016).

Outras hipóteses como “Evolution of increased competitive ability” (Blossey & Notzold 1995), “Invasional Meltdown” (Simberloff & Von Holle 1999), “Enemy Release” (Colautti *et al.* 2004) e “Novel Weapons” (Callaway & Ridenour 2004) também buscam explicar o sucesso ou não da invasão. Embora estas hipóteses envolvam uma variedade de mecanismos ecológicos, o ponto essencial é se a comunidade resiste ou não ao invasor (Kimbrow *et al.* 2013).

Bioinvasões de invertebrados bênticos na região costeira do Paraná

O Brasil é considerado um importante receptor e doador de organismos tropicais e subtropicais para os oceanos de todo o globo, dada a grande extensão do litoral (~8000 km) e a variedade de ecossistemas marinhos presentes. O comércio através da navegação é apontado como o principal vetor das espécies não-nativas detectadas no país, seja por água de lastro ou por incrustações (Ferreira *et al.* 2009).

A região costeira do Estado do Paraná, no sul do Brasil, é um bom exemplo de ambiente sujeito a impactos antropogênicos que podem favorecer a bioinvasão. O litoral do estado abriga os estuários da Baía de Guaratuba e o Complexo Estuarino de Paranaguá (CEP). Nesses locais, o cultivo de ostras, a presença de marinas privadas, de ancoradouros, de barcos recreativos e de pesca, que viajam frequentemente entre os estuários e o mar aberto e a intensa atividade portuária, sobretudo na região do CEP, promovida por três complexos portuários (Antonina, Paranaguá, e Pontal do Paraná), são notáveis fontes de introdução e dispersão de espécies (Neves & Rocha 2008; Cangussu *et al.* 2010; Bumbeer & Rocha 2012, 2016; Kauano *et al.* 2017).

Esforços de monitoramento dos invertebrados bênticos no CEP, abrangendo tanto substratos artificiais como naturais, dentro dos estuários, no infralitoral (Cangussu *et al.* 2010) e na zona entre-marés (Felippe 2016), e nas áreas adjacentes de mar aberto (Bumbeer & Rocha 2012, 2016) mantém atualizadas as listas de espécies nativas, introduzidas e criptogênicas na região. A lista mais atual e que considera a maioria dos habitats e substratos disponíveis no CEP, é constituída por 19 espécies não-nativas (11% da fauna amostrada) distribuídas em sete grupos taxonômicos: Ascidiacea (5), Cirripedia (5), Cnidaria (3), Mollusca (3), Polychaeta (1), Decapoda (1) e Echinodermata (1) (Bumbeer & Rocha 2016). Nas áreas internas do CEP somente, a lista mostra 17 espécies (15% dos invertebrados bênticos registrados no estuário). Essa lista de espécies resultou de coletas realizadas pelas autoras e de dados prévios da literatura, que inclui os setores médio e externo da Baía de Paranaguá, ou seja, as regiões polihalina (salinidade de 15 a 30) e euhalina (salinidade acima de 30; Lana *et al.* 2001).

O CEP possui uma superfície líquida de 601 km² que inclui a Baía de Antonina e a Baía de Paranaguá no eixo leste-oeste, e as Baías das Laranjeiras, de Guaraqueçaba e Pinheiros, no eixo Norte-Sul (Lana *et al.* 2001). Um levantamento

sistematizado, realizado posteriormente ao de Bumbeer & Rocha (2016), ao longo de todo gradiente salino da Baía de Paranaguá detectou, por meio de raspagens em substratos permanentes naturais e artificiais, 85 espécies, das quais, 52 criptogênicas, 12 introduzidas e 21 nativas (Felippe 2016). As introduzidas compreendem quatro grupos taxonômicos: Ascidiacea (2), Cirripedia (4), Cnidaria (4) e Mollusca (2).

O estudo da comunidade incrustante da Baía de Paranaguá teve início na década de 90, com o estudo de Correia & Silva (1990), em três pontos da Baía. A partir dos anos 2000, vários experimentos para a investigação de espécies incrustantes exóticas foram instalados nas marinas do late Clube de Paranaguá, situado na foz do Rio Itiberê (setor polihalino da Baía de Paranaguá) e próximo ao Porto de Paranaguá (cerca de 3 km) (Neves *et al.* 2007; Neves & Rocha 2008; Cangussu *et al.* 2010; Rocha *et al.* 2010).

O presente trabalho envolve a comunidade de substratos artificiais da foz do Rio Itiberê e é importante considerar os dados ainda não publicados provenientes de um extenso estudo que monitorou o recrutamento sazonal de espécies introduzidas na região do late Clube. Este projeto foi desenvolvido de 2009 a 2013 e identificou 12 espécies introduzidas na região: a ascídia *Styela plicata* (Lesueur, 1823); os cirripédios *Amphibalanus reticulatus* (Utinomi, 1967), *Megabalanus coccopoma* (Darwin, 1854), *Megabalanus tintinnabulum* (Linnaeus, 1758) e *Striatobalanus amaryllis* (Darwin, 1854); os cnidários *Carijoa riisei* (Duchassaing & Michelotti, 1860), *Stragulum bicolor* van Ofwegen & Haddad, 2011, *Garveia franciscana* (Torrey, 1902) e *Podocoryna loyola* Haddad, Bettim & Miglietta 2014; o molusco *Perna perna* (Linnaeus, 1758); e os poliquetos *Hydroides sanctaecrucis* Krøyer in Mörch, 1863 e *Polydora cf. cornuta* Bosc, 1802 (Haddad, M.A. 2016, comunicação pessoal). O trabalho de Felippe (2016) detectou seis espécies introduzidas no setor polihalino da Baía de Paranaguá: a ascídia *Polyclinum constellatum* Savigny, 1816; os cirripédios *A. reticulatus* e *Balanus trigonus* Darwin, 1854; os cnidários *S. bicolor* e *C. riisei*; e o molusco *Anomia simplex* d'Orbigny, 1853.

Organismo foco do estudo

Podocoryna loyola Haddad, Bettim & Miglietta 2014 é um hidrozoário da família Hydractiniidae (L. Aggasiz, 1862) (Haddad *et al.* 2014). Hidroides do gênero *Podocoryna* M. Sars, 1846 formam colônias estolonais e polimórficas (Figura 1).

Diretamente do estolão (ou hidrorriza) surge a forma polipoide básica, os gastrozoides (Figura 1A), que têm a função de alimentação. A reprodução ocorre pela produção de medusas nos gonozoides (Figura 1B) e a defesa da colônia é garantida pelos tentaculozoides, de forma filamentosa e carregados com nematocistos (Schuchert 2008). Estruturas quitinosas em forma de espinhos, cujo papel fisiológico e ecológico não está bem definido, são comuns entre os zooides (Cerrano *et al.* 1998).

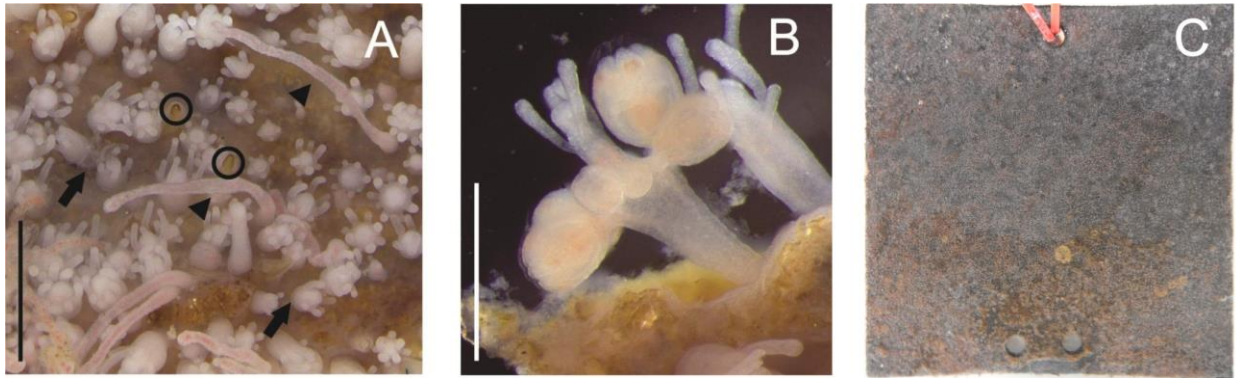


Figura 1. Colônia de *Podocoryna loyola*: **A.** setas indicam grupos de gastrozoides, cabeças de seta indicam tentaculozoides e os círculos indicam espinhos quitinosos; **B.** gonozooide. Barras de escala: A. 1 cm; B. 0,5 cm. **C.** vista a olho nu de um substrato completamente coberto por uma colônia do hidroide. Modificado de Haddad *et al.* (2014).

Entre os gêneros de Hydractiniidae, *Podocoryna* M. Sars, 1846 é o único que pode ser distinguido pela formação de medusas completamente desenvolvidas durante ciclo de vida (Miglietta 2010). As medusas de *P. loyola* recém-liberadas das colônias já possuem gônadas maduras. Em condições laboratoriais, observou-se a liberação das gônadas e o início da degeneração das medusas durante os três primeiros dias após saírem para o plâncton (Haddad *et al.* 2014). A larva plânula de muitos hidractinídeos assenta sobre conchas de gastrópodes habitadas por caranguejos ermitões. A espécie *Hydractinia echinata* (Fleming, 1828), que produz medusas incapazes de nadar, é o hidractinídeo com mais aspectos da sua biologia já esclarecidos, a partir de observações em laboratório. Da fertilização à metamorfose de *H. echinata* estima-se um intervalo de quatro dias. (Frank *et al.* 2001). A metamorfose dessa espécie parece ser regulada pela presença de bactérias específicas no biofilme que cobre as conchas (Kroiher & Berking 1999). A larva de *H. echinata* não reconhece coespecíficos. A colonização de microhabitats já ocupados pode resultar em competição intraespecífica com inibição lateral ou fusão

das colônias (Yund et al. 1987). O ciclo de vida, da fertilização à produção de gonozooides, completa-se no intervalo de dois a três meses, dependendo da taxa de crescimento da colônia (Frank et al. 2001).

O primeiro registro de *P. loyola* no Brasil e sua localidade tipo é a Baía Paranaguá, litoral norte do Estado do Paraná, onde tem sido registrada exclusivamente sobre estruturas artificiais, desde 2007 (Altvater 2009 - citada como *Hydractinia minuta*; Altvater 2014; Altvater & Coutinho 2015; Felipe 2016). Estudos da fauna bêntica e planctônica indicam que a distribuição da espécie se estende do sul do Estado de São Paulo, em Cananéia e na Baía de Santos (Nogueira Jr, M. 2016, comunicação pessoal), ao Estado do Paraná, nas Baías de Paranaguá e Guaratuba (Altvater 2009; Luz 2012; Bettim 2013) e Estado de Santa Catarina, na Baía da Babitonga (Nogueira Jr 2012; Cabral 2013; Nogueira Jr et al. 2015). Outros trabalhos realizados em substratos artificiais no litoral tropical do Brasil (no Ceará, Fernandez et al. 2014; no Rio de Janeiro, Altvater, L. 2013, comunicação pessoal) e em cultivos da região de Penha e do Porto de Itajaí, ambos em Santa Catarina (Macedo 2012; Nogueira Jr et al. 2015, respectivamente), não registraram *P. loyola*.

Podocoryna loyola foi considerada “*probably introduced*” na Baía de Paranaguá (Haddad et al. 2014), uma vez que, de acordo com Chapman & Carlton (1991), a espécie cumpre oito dos 10 critérios propostos para se atribuir o status “exótico” a um organismo marinho, em uma dada região. Entre esses critérios, se destacam os dois que exigem a existência de registros históricos, requisito crucial para a classificação confiável de uma espécie como introduzida (1. detecção em regiões onde não havia sido encontrada anteriormente; 2. expansão inicial da distribuição, subsequente à introdução). Estudos na Baía de Paranaguá, principalmente da fauna bêntica, realizados aproximadamente durante 20 anos antes da detecção da espécie, não registraram o hidrozoário (Lana 1986; Correia & Silva 1990; Neves et al. 2007; Neves & Rocha 2008). Também, *P. loyola* está associada apenas a métodos de dispersão humana (transporte de navios) e coexiste com outras espécies introduzidas (critérios 3 e 4). Diferente da epibiose em conchas de gastrópodes, comuns entre as espécies de Hydractiniidae, *P. loyola* é restrita a substratos artificiais (flutuadores, píers) em ambientes alterados pela atividade antropogênica e sua distribuição regional é limitada quando comparada com as espécies nativas (critérios 5 e 6). Considerando a possível origem de *P. loyola* na Ásia (critério 8), sua limitada capacidade de dispersão ativa não explica a

distribuição ao longo da costa do Paraná (critério 10; Haddad et al., 2014; Felipe, 2016).

O cumprimento de todos esses critérios, excetuando a ausência de populações isoladas de *Podocoryna loyola* em diferentes continentes (distribuição não-disjunta) e o fato de que a distribuição na costa brasileira pode resultar de mecanismos passivos de dispersão (critérios 7 e 9), sugere fortemente que *P. loyola* é uma espécie exótica. Assim, no presente trabalho, o hidroide será considerado introduzido na Baía de Paranaguá.

A questão alarmante envolvida com a presença de uma espécie exótica em um local é a possibilidade dela se tornar invasora. Os atributos que sugerem o potencial de invasão de uma espécie se relacionam com elevada abundância, tolerância a uma grande variedade de condições ambientais ou alta capacidade reprodutiva (Rocha & Primo 2014). Os estudos que registraram *P. loyola* no Brasil mostram períodos de grande abundância e domínio da espécie sobre as demais (Altwater 2009; Bettim 2013; Cabral 2013), indicando forte influência do hidroide para a organização e dinâmica da comunidade incrustante local.

Um aspecto essencial para a biologia da conservação é a compreensão da vulnerabilidade de uma comunidade à colonização de espécies exóticas. A capacidade de uma comunidade prevenir o estabelecimento de uma espécie recém-chegada, através da resistência biótica, é um tópico relativamente ainda pouco investigado (Olyarnik et al. 2009), embora fundamental para uma compreensão geral da invasão. Conhecendo-se a influência da comunidade ao estabelecimento de invasores, e como estes impactam a comunidade, pode-se inferir sobre quais fatores barram ou permitem a colonização de espécies exóticas. O entendimento destas questões é imprescindível, caso seja necessária a realização de ações preventivas e mitigatórias (Hirsch et al. 2016).

A diversidade das comunidades é classicamente associada ao grau de resistência biótica previsto, de forma que, comunidades nativas mais diversas apresentam maior resistência contra invasões (Elton 1958; Stachowicz et al. 1999). A lógica subjacente a esta hipótese, como já apresentado, é que os recursos devem ser mais utilizados por um maior número de espécies (Stachowicz & Byrnes 2006); alternativamente, a diversidade pode gerar resistência biótica através de um efeito seletivo, no qual os competidores mais efetivos, como os mais semelhantes aos invasores focais, têm maior probabilidade de estar presentes em comunidades mais diversas (Chapin et al. 2000); ou ainda a diversidade funcional, medida pela

ocorrência de organismos de grupos funcionais discretos ou com determinadas características para a exploração de recursos, pode prever a resistência biótica mais diretamente do que a diversidade de espécies (Hooper & Dukes 2010). Todavia estudos experimentais e observacionais encontram resultados conflitantes sobre o papel da diversidade em prevenir invasões (Stachowicz *et al.* 1999; Dunstan & Johnson 2004; Fridley *et al.* 2007).

Atualmente, afirma-se que o risco reduzido de invasão não é necessariamente uma propriedade intrínseca de comunidades ricas em espécies nativas. A resistência à invasão tem sido relacionada à riqueza total de espécies (nativas e exóticas em conjunto) em uma comunidade, (Marraffini & Geller 2015), ou mesmo à presença singular de determinadas espécies (Dunstan & Johnson 2004; Henriksson *et al.* 2015), mesmo que de origem exótica (Collin & Johnson 2014). Os fatores associados à resistência biótica têm sido testados separadamente, portanto, ainda não está claro qual é a importância relativa dos diferentes mecanismos para prevenir invasões. Os pesquisadores sugerem que a probabilidade de uma invasão ser bem-sucedida depende das interações entre as espécies, da disponibilidade de recursos, bem como do momento e local analisado (Ruesink 2007; Cheng & Hovel 2010; Gestoso *et al.* 2014; Marraffini & Geller 2015).

A resistência biótica raramente é absoluta. Em geral, são observadas reduções no recrutamento, fecundidade, crescimento, abundância, dispersão e sobrevivência das espécies da comunidade residente, ao invés de prevenção completa ao estabelecimento dos invasores (Levine *et al.* 2004). Para se examinar as consequências da invasão e a resistência biótica da comunidade residente, são necessários estudos manipulativos experimentais (Kimbrow *et al.* 2013; Ojaveer & Kotta 2015). Revisões e trabalhos empíricos atuais revelam que os estudos sobre a interação das espécies marinhas não-nativas com o ambiente e a comunidade invadida são raros, ou de interpretação limitada quanto aos resultados (Ojaveer & Kotta 2015; Robinson *et al.* 2017). Por exemplo, apenas recentemente os pesquisadores agregaram o papel da variabilidade ambiental aos estudos sobre resistência biótica. A variação dos fatores abióticos (espaço disponível, temperatura, salinidade, fluxo de correntes) pode mediar a resistência biótica, modificando a colonização e o estabelecimento de espécies exóticas entre diferentes escalas de tempo e espaço. Inclusive a maioria dos trabalhos sobre comunidades marinhas incrustantes, utilizados como base teórica para essa tese, explicam o risco de invasão em diferentes escalas espaciais (Ruesink 2007; Cheng & Hovel 2010;

Gestoso *et al.* 2014; Kremer & Rocha 2016), mas somente um aborda a resistência biótica no contexto da variação temporal dos fatores ambientais (Astudillo *et al.* 2016).

No CEP, o monitoramento de espécies incrustantes exóticas abrange séries temporais consideráveis (pelo menos cinco anos) e em diferentes pontos do estuário. Todavia, a vulnerabilidade da comunidade e as possíveis mudanças na sua estrutura, causadas por *P. loyola*, ainda não foram investigadas. Nesta perspectiva, o objetivo geral deste trabalho é avaliar a habilidade da comunidade incrustante de substratos artificiais da Foz do rio Itiberê, Baía de Paranaguá em resistir, ao longo de 24 meses, à colonização e ao estabelecimento do hidrozoário provavelmente introduzido *P. loyola*. As hipóteses testadas foram:

- I. Capítulo 1: Se a comunidade de invertebrados sésseis da foz do Rio Itiberê, Baía de Paranaguá, oferece resistência ao recrutamento de *P. loyola*, então o número e o tamanho de colônias do hidroide serão significativamente maiores em substratos limpos do que em substratos ocupados.
- II. Capítulo 2: Se a comunidade exerce resistência ao desenvolvimento de *P. loyola*, então a riqueza de espécies e suas abundâncias relativas serão similares entre comunidades que se desenvolveram com e sem a presença do hidroide.
- III. Capítulo 3: Se a comunidade exerce resistência ao desenvolvimento das colônias de *P. loyola*, então, ao longo do tempo, a área e a taxa de crescimento das colônias serão menores em colônias que cresceram com a presença de outros organismos incrustantes do que em colônias que cresceram sem a presença de outros organismos incrustantes.

REFERÊNCIAS

- Altwater L. (2009) Composição e sazonalidade de Cnidários em substrato artificial, na Foz do Rio Itiberê, Baía de Paranaguá, Paraná. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Brasil:151 pp.
- Altwater L. (2014) Potencial invasor de *Stragulum bicolor* van Ofwegen & Haddad, 2011 na Baía de Paranaguá, Paraná, Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Paraná, Brasil:181 pp.
- Altwater L., Coutinho R. (2015) Colonisation, competitive ability and influence of *Stragulum bicolor* van Ofwegen and Haddad, 2011 (Cnidaria, Anthozoa) on the

- fouling community in Paranaguá Bay, Southern Brazil. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 462:55–61.
- Astudillo J.C., Leung K.M.Y., Bonebrake T.C. (2016) Seasonal heterogeneity provides a niche opportunity for ascidian invasion in subtropical marine communities. *Marine Environmental Research* 122:1–10.
- Bettim A.L. (2013) Sazonalidade de *Podocoryna* sp. nov. (Cnidaria, Hydrozoa, Hydractiniidae) na comunidade de substratos artificiais da foz do Rio Itiberê, Baía de Paranaguá, Paraná. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Brasil:60 pp.
- Blossey B., Notzold R. (1995) Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants - a hypothesis. *Journal of Ecology* 83:887–889.
- Bumbeer J. de A., Rocha R.M. (2012) Detection of introduced sessile species on the near shore continental shelf in southern Brazil. *Zoologia* 29:126–134.
- Bumbeer J., Rocha R.M. (2016) Invading the natural marine substrates: a case study with invertebrates in South Brazil. *Zoologia* 33:1–7.
- Byrnes J.E., Reynolds P.L., Stachowicz J.J. (2007) Invasions and extinctions reshape coastal marine food webs. *PloS one* 2:e295.
- Cabral A.C. (2013) Hidrozoários bênticos em substrato artificial como indicadores de condições ambientais na Baía da Babitonga, Santa Catarina. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Paraná:114 pp.
- Callaway R.M., Ridenour W.M. (2004) Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2:436.
- Cangussu L.C., Altvater L., Haddad M.A., Cabral A.C., Heyse H.L., Rocha R.M. (2010) Substrate type as a selective tool against colonization by non-native sessile invertebrates. *Brazilian Journal of Oceanography* 58:219–231.
- Carlton J.T. (1996) Pattern, process, and prediction in marine invasion ecology. *Biological Conservation* 78:97–106.
- Catford J.A., Vesk P.A., Richardson D.M., Pyšek P. (2012) Quantifying levels of biological invasion: towards the objective classification of invaded and invisable ecosystems. *Global Change Biology* 18:44–62.

- Cerrano C., Bavestrello G., Puce S., Sarà M. (1998) Biological cycle of *Podocoryna exigua* (Cnidaria: Hydrozoa) from a sandy bottom of the Ligurian Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 78:1101–1111.
- Chapin F.S., Zavaleta E.S., Eviner V.T., Naylor R.L., Vitousek P.M., Reynolds H.L., Hooper D.U., Lavorel S., Sala O.E., Hobbie S.E., Mack M.C., Díaz S. (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234–242.
- Chapman J.W., Carlton J.T. (1991) A test of criteria for introduced species: the global invasion by the isopod *Synidotea laevidorsalis* (Miers, 1881). *Journal of Crustacean Biology* 11:386–400.
- Cheng B.S., Hovel K.A. (2010) Biotic resistance to invasion along an estuarine gradient. *Oecologia* 164:1049–1059.
- Cleland E.E., Smith M.D., Andelman S.J., Bowles C., Carney K.M., Horner-Devine M.C., Drake J.M., Emery S.M., Gramling J.M., Vandermast D.B. (2004) Invasion in space and time: non-• native species richness and relative abundance respond to interannual variation in productivity and diversity. *Ecology Letters* 7:947–957.
- Colautti R.I., Ricciardi A., Grigorovich I.A., MacIsaac H.J. (2004) Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters* 7:721–733.
- Collin S.B., Edwards P.K., Leung B., Johnson L.E. (2013) Optimizing early detection of non-indigenous species: estimating the scale of dispersal of a nascent population of the invasive tunicate *Ciona intestinalis* (L.). *Marine Pollution Bulletin* 73:64–69.
- Collin S.B., Johnson L.E. (2014) Invasive species contribute to biotic resistance: negative effect of caprellid amphipods on an invasive tunicate. *Biological Invasions* 16:2209–2219.
- Correia M.D., Silva J.L. (1990) Caracterização das comunidades incrustantes e a fauna associada em painéis experimentais na Baía de Paranaguá, Paraná, Brasil. In: Academia de Ciências do Estado de São Paulo (Ed.). II Simpósio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira: Estrutura, Função e Manejo. São Paulo. 498p. ACIESP.pp 89–110.
- Drake J.M., Lodge D.M. (2004) Global hot spots of biological invasions: evaluating options for ballast-water management. *Proceedings of The Royal Society: Biological Sciences* 271:575–80.

- Dunstan P.K., Johnson C.R. (2004) Invasion rates increase with species richness in a marine epibenthic community by two mechanisms. *Oecologia* 138:285–292.
- Eastwood M.M., Donahue M.J., Fowler A.E. (2007) Reconstructing past biological invasions: niche shifts in response to invasive predators and competitors. *Biological Invasions* 9:397–407.
- Elton C.S. (1958) The ecology of invasions by animals and plants. Chapman and Hall, London:181pp.
- Felippe C. (2016) Fauna incrustante do Complexo Estuarino de Paranaguá, com ênfase em espécies introduzidas. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Brasil:68 pp.
- Fernandez M.O., Navarrete S.A., Marques A.C. (2014) A comparison of temporal turnover of species from benthic cnidarian assemblages in tropical and subtropical harbours. *Marine Biology Research* 11:492–503.
- Ferreira C.E.L., Junqueira A.O.R., Villac M.C., Lopes R.M. (2009) Marine bioinvasions in the Brazilian coast: brief report on history of events, vectors, ecology, impacts and management of non-indigenous species. In: Rilov G, Crooks JA, editors *Biological invasions in marine ecosystems: ecological, management, and geographic perspectives* Vol 204 Berlin Heidelberg: Springer:459–478.
- Floerl O., Pool T.K., Inglis G.J. (2004) Positive interactions between nonindigenous species facilitate transport by human vectors. *Ecological Applications* 14:1724–1736.
- Frank U., Leitz T., Müller W.A. (2001) The hydroid *Hydractinia*: a versatile, informative cnidarian representative. *BioEssays* 23:963–71.
- Fridley J.D., Stachowicz J.J., Naeem S., Sax D.F., Seabloom E.W., Smith M.D., Stohlgren T.J., Tilman D., Holle B., Naeem S., Tilman D., von Holle B. (2007) The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology* 88:3–17.
- Gestoso I., Arenas F., Olabarria C. (2014) Biotic resistance and facilitation of a nonindigenous mussel vary with environmental context. *Marine Ecology Progress Series* 506:163–173.
- Grosholz E. (2002) Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 17:22–27.

- Haddad M.A., Bettim A.L., Miglietta M.P. (2014) *Podocoryna loyola*, n. sp. (Hydrozoa, Hydractiniidae): a probably introduced species on artificial substrate from southern Brazil. *Zootaxa* 3796:494–506.
- Henriksson A., Yu J., Wardle D.A., Englund G. (2015) Biotic resistance in freshwater fish communities: species richness, saturation or species identity? *Oikos* 124:1058–1064.
- Hirsch P.E., N’Guyen A., Adrian-Kalchhauser I., Burkhardt-Holm P. (2016) What do we really know about the impacts of one of the 100 worst invaders in Europe? A reality check. *Ambio* 45:267–279.
- Hooper D.U., Dukes J.S. (2010) Functional composition controls invasion success in a California serpentine grassland. *Journal of Ecology* 98:764–777.
- Kauano R.V., Roper J.J., Rocha R.M. (2017) Small boats as vectors of marine invasion: neither speed nor desiccation limit transport. *Marine Biology*:1–10.
- Kimbrow D.L., Cheng B.S., Grosholz E.D. (2013) Biotic resistance in marine environments. *Ecology Letters* 16:821–833.
- Kimmerer W.J., Gartside E., Orsi J.J. (1994) Predation by an introduced clam as the likely cause of substantial declines in zooplankton of San Francisco Bay. *Marine Ecology Progress Series* 113:81–93.
- Krassoi F.R., Brown K.R., Bishop M.J., Kelaher B.P., Summerhayes S. (2008) Condition-specific competition allows coexistence of competitively superior exotic oysters with native oysters. *The Journal of Animal Ecology* 77:5–15.
- Kremer L.P., Rocha R.M. (2016) The biotic resistance role of fish predation in fouling communities. *Biological Invasions* 18:3223–3237.
- Kroiher M., Berking S. (1999) On natural metamorphosis inducers of the cnidarians *Hydractinia echinata* (Hydrozoa) and *Aurelia aurita* (Scyphozoa). *Helgoland Marine Research* 53:118–121.
- Lana P.C. (1986) Macrofauna bentica de fundos não consolidados da Baía de Paranaguá (PR). *Nerítica* 1:79–89.
- Lana P.C., Marone E., Lopes R.M., Machado E. da C. (2001) The subtropical estuarine complex of Paranaguá Bay, Brazil. *Ecological Studies* 144:131–145.

- Lenz M., Gama B.A.P., Gerner N. V., Gobin J., Gröner F., Harry A., Jenkins S.R., Kraufvelin P., Mummelthei C., Sareyka J., Xavier E.A., Wahl M. (2011) Non-native marine invertebrates are more tolerant towards environmental stress than taxonomically related native species: results from a globally replicated study. *Environmental Research* 111:943–952.
- Levine J.M., Adler P.B., Yelenik S.G. (2004) A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* 7:975–989.
- Lockwood B.L., Somero G.N. (2011) Invasive and native blue mussels (genus *Mytilus*) on the California coast: the role of physiology in a biological invasion. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 400:167–174.
- Luz B.L.P. (2012) Espécies exóticas incrustantes nas Baías de Guaratuba e Paranaguá, Paraná. Relatório de pesquisa do 20º EVINCI da Universidade Federal do Paraná, Curitiba:20 pp.
- Macedo P.P.B. (2012) Fauna associada ao cultivo de vieiras - *Nodipecten nodosus* (Linnaeus, 1758) (Mollusca, Pectinidae) - na enseada de Armação do Itapocoroy, Penha, SC. Dissertação Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Paraná:143 pp.
- Marques A.C. (2011) Invasives: sea of data still to come. *Science* 333:936.
- Marraffini M.L., Geller J.B. (2015) Species richness and interacting factors control invasibility of a marine community. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282:20150439.
- Miglietta M.P., McNally L., Cunningham, C.W. (2010) Evolution of calcium-carbonate skeletons in the Hydractiniidae. *Integrative and Comparative Biology* 50: 428–435.
- Mineur F., Cook E.J., Minchin D., Bohn K., Macleod A., Maggs C.A. (2012) Changing coasts: marine aliens and artificial structures. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 50:189–234.
- Nalepa T.F., Fanslow D.L., Lang G.A. (2009) Transformation of the offshore benthic community in Lake Michigan: recent shift from the native amphipod *Diporeia* spp. to the invasive mussel *Dreissena rostriformis bugensis*. *Freshwater Biology* 54:466–479.

- Neves C.S., Rocha R.M. (2008) Introduced and cryptogenic species and their management in Paranaguá Bay, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 51:623–633.
- Neves C.S., Rocha R.M., Pitombo F.B., Roper J.J. (2007) Use of artificial substrata by introduced and cryptogenic marine species in Paranaguá Bay, southern Brazil. *Biofouling* 23:319–30.
- Nogueira Jr M. (2012) Gelatinous zooplankton fauna (Cnidaria, Ctenophora and Thaliacea) from Baía da Babitonga (southern Brazil). *Zootaxa* 3398:1–21.
- Nogueira Jr M., Brandini F.P., Codina J.C.U. (2015) Diel vertical dynamics of gelatinous zooplankton (Cnidaria, Ctenophora and Thaliacea) in a subtropical stratified ecosystem (South Brazilian Bight). *Plos One* 10:e0144161.
- Nogueira Jr M., Pukanski L.E.D.M., Souza-Conceição J.M. (2015) Mesh size effects on assessments of planktonic hydrozoan abundance and assemblage structure. *Journal of Marine Systems* 144:117–126.
- Ojaveer H., Galil B.S., Campbell M.L., Carlton J.T., Canning-Clode J., Cook E.J., Davidson A.D., Hewitt C.L., Jelmert A., Marchini A., McKenzie C.H., Minchin D., Occhipinti-Ambrogi A., Olenin S., Ruiz G.M. (2015) Classification of non-indigenous species based on their impacts: considerations for application in marine management. *PLoS Biology* 15:1–13.
- Ojaveer H., Kotta J. (2015) Ecosystem impacts of the widespread non-indigenous species in the Baltic Sea: literature survey evidences major limitations in knowledge. *Hydrobiologia* 750:171–185.
- Olyarnik S. V., Bracken M.E.S., Byrnes J.E., Hughes A.R., Hultgren K.M., Stachowicz J.J. (2009) Ecological factors affecting community invasibility. In: Rilov G, Crooks JA, editors. *Biological invasions in marine ecosystems: ecological, management, and geographic perspectives*. Vol. 204. Berlin Heidelberg: Springer. pp 215–238.
- Rilov G., Crooks J.A. (2009) *Biological invasions in marine ecosystems: Ecological, Management, and Geographic Perspectives*. Berlin: Springer. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, p 642 pp.
- Rius M., Potter E.E., Aguirre J.D., Stachowicz J.J. (2014) Mechanisms of biotic resistance across complex life cycles. *Journal of Animal Ecology* 83:296–305.

- Robinson T.B., Havenga B., van der Merwe M., Jackson S. (2017) Mind the gap – context dependency in invasive species impacts: a case study of the ascidian *Ciona robusta*. *NeoBiota* 32:127–141.
- Rocha R.M., Cangussu L.C., Braga M.P. (2010) Stationary substrates facilitate bioinvasion in Paranaguá Bay in southern Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography* 58:23–28.
- Rocha R.M., Primo C. (2014) Guide for detecting and monitoring introduced marine species. In: Hernández-Zanuy A.C. y Alcolado P.M. (eds) 2014 Métodos para el estudio de la biodiversidad en ecosistemas marinos tropicales de Iberoamérica para la adaptación al cambio climático Red CYTED 410RT0396 E Book Instituto de Oceanología, La Habana
- Ruesink J.L. (2007) Biotic resistance and facilitation of a non-native oyster on rocky shores. *Marine Ecology Progress Series* 331:1–9.
- Ruiz G.M., Freestone A.L., Fofonoff P.W., Simkanin C. (2009) Habitat distribution and heterogeneity in marine invasion dynamics: the importance of hard substrate and artificial structure. In: Wahl M, editor. *Marine Hard Bottom Communities: patterns, dynamics, diversity and change*. Berlin: Springer.pp 321–332.
- Schuchert P. (2008) The European athecate hydroids and their medusae (Hydrozoa, Cnidaria): Filifera Part 4. *Revue Suisse de Zoologie* 115:677–757.
- Simberloff D., Von Holle B. (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* 1:21–32.
- Stachowicz J.J., Byrnes J.E. (2006) Species diversity, invasion success, and ecosystem functioning: Disentangling the influence of resource competition, facilitation, and extrinsic factors. *Marine Ecology Progress Series* 311:251–262.
- Stachowicz J.J., Whitlatch R.B., Osman R.W. (1999) Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem. *Science* 286:1577–1579.
- Wahl M. (2009) Habitat characteristics and typical functional groups. In: Wahl M, editor *Marine hard bottom communities: patterns, dynamics, diversity and change* Ecological Studies 206, Verlag Berlin, Heidelberg Springer:7–17.

Capítulo 1: Resistência biótica ao recrutamento de *Podocoryna loyola* (Cnidaria, Hydractiniidae), um hidroide introduzido na Baía de Paranaguá, Sul do Brasil.

RESUMO

Em comunidades marinhas sésseis, o recrutamento constitui a fase inicial da colonização do novo ambiente e representa uma medida do quão vulnerável a comunidade é à chegada de espécies não-nativas. Na biologia de invasões, defende-se que a eficiência na exploração dos recursos, neste caso a ocupação do espaço, é a principal maneira pela qual uma comunidade residente pode resistir ao estabelecimento de espécies exóticas. Assim, esse trabalho teve por objetivo comparar os padrões de colonização do hidrozoário *Podocoryna loyola* entre comunidades de recrutas (substratos limpos) e comunidades em sucessão (substratos ocupados), durante 24 meses, na foz do Rio Itiberê, Baía de Paranaguá, Paraná. Em intervalos bimestrais, registrou-se o número de recrutas e a cobertura do hidroide. *P. loyola* ocorreu em ambos os substratos, com maior abundância nos bimestres mais quentes. Durante o pico de recrutamento, observou-se pouca variação no número de colônias entre substratos limpos e ocupados (de duas a cinco colônias), mas a cobertura dos recrutas de *P. loyola* foi menor nas comunidades em sucessão. Esses resultados indicam que em intervalos bimestrais de recrutamento, a comunidade em sucessão não ofereceu resistência ao assentamento e metamorfose das larvas de *P. loyola*, mas limitou principalmente o crescimento inicial dos recrutas. A resistência da comunidade, entretanto, não excedeu ao período de recrutamento, pois ao longo do segundo ano do experimento, a cobertura de *P. loyola* nas placas ocupadas atingiu porcentagens bem mais elevadas (até 50%) do que no primeiro ano, em que a comunidade estava em estágio inicial de formação e sucessão. Isso alerta que *P. loyola* pode interferir na composição e na dinâmica da comunidade analisada.

Palavras-chave: hidroide, colônias, cobertura, sucessão, bioinvasão

ABSTRACT

In sessile marine communities, recruitment is the initial phase of colonization of the new environment and represents a measure of how vulnerable the community is to the arrival of non-native species. In invasion biology, it is argued that efficiency in

resource exploitation, space occupation, in this case, is the main way a resident community can withstand the establishment of alien species. The objective of this work was to compare the colonization patterns of hydrozoan *Podocoryna loyola* between communities of recruits (clean substrates) and communities in succession (occupied substrates), for 24 months at mouth of the Itiberê River in Paranaguá Bay, State of Paraná, Brazil. The number of recruits and the hydroid coverage were recorded in bimonthly intervals. *P. loyola* occurred on both substrates, with greater abundance in the warmer bimonthly. During recruitment peak, there was little variation in the number of colonies between clean and occupied substrates (two to five colonies), but coverage of *P. loyola* recruits was lower in communities in succession. These results indicate that, in bimonthly recruitment intervals, the community in succession did not provide resistance to settlement and metamorphosis of *P. loyola* larvae, but mainly limited initial growth of recruits. The community resistance, however, did not exceed the recruitment period, because during the second year of the experiment, the coverage of *P. loyola* on the occupied plates reached much higher percentages (up to 50%) than in the first year, when the community was in the initial stage of formation and succession. This warns that *P. loyola* can interfere in the composition and dynamics of the analyzed community.

Keywords: hydroid, colonies, cover, bioinvasion, succession

INTRODUÇÃO

O recrutamento é uma etapa crucial na formação das comunidades marinhas sésseis. A adição de novos indivíduos à comunidade resulta de fatores seletivos, que agem desde o transporte, assentamento e fixação de larvas no substrato disponível até a metamorfose e a sobrevivência das larvas/juvenis para o estágio adulto (Pineda *et al.* 2008). Essa transição, entre o habitat pelágico e bêntico, faz do recrutamento um processo complexo, determinado por muitos fatores que operam e interagem em múltiplas escalas espaciais e temporais (Keough & Downes 1982; Hurlbut 1991; Watson *et al.* 2005; Narváez *et al.* 2006; Sams & Keough 2012; Edwards & Stachowicz 2012).

Os fatores pré-assentamento, que afetam também o recrutamento, incluem, o estado nutricional das larvas, a pressão de propágulos, os mecanismos de transporte dos estágios larvais planctônicos e o comportamento larval até o alcance de um substrato para fixação, entre outros. Após o assentamento, o recrutamento

dependerá, sobretudo, da taxa de mortalidade, das interações bióticas e de eventuais perturbações do ambiente (Fraschetti *et al.* 2003; Pineda *et al.* 2008). Os recrutas que passam por esses filtros têm papel determinante na estrutura e dinâmica das comunidades, tanto das recém-formadas quanto das estabelecidas há mais tempo (meses ou anos) (Dean & Hurd 1980; Menge 1991; Osman & Whitlatch 1995a, 1998; Sams & Keough 2013).

Espécies exóticas, capazes de se estabelecer em substratos disponíveis no novo ambiente, constituem uma ameaça à integridade dos habitats invadidos. A singularidade biológica da comunidade receptora pode ser afetada por alterações na abundância das espécies nativas e nos seus processos ecológicos. Hidroides constituem o estágio de vida sésil de cnidários da classe Hydrozoa e estão entre os organismos potencialmente invasores de ambientes marinhos (Megina *et al.* 2012).

Podocoryna loyola Haddad, Bettim & Miglietta 2014, um hidroide da família Hydractiniidae L. Agassiz, 1862, forma colônias estolonais e polimórficas, que produzem medusas livre-natantes. As colônias têm sido registradas exclusivamente sobre placas artificiais na Baía Paranaguá, sul do Brasil, desde 2007 (Altvater 2009; Felipe 2016). Sua distribuição aparentemente está restrita aos estuários da região sul e sudeste do Brasil (Luz 2012; Nogueira Jr 2012; Nogueira Jr, M. 2016, comunicação pessoal). No artigo de descrição da espécie (Haddad *et al.* 2014), há uma série de evidências que corroboram a proposta de considerar *P. loyola* como uma espécie introduzida na Baía de Paranaguá (ver prefácio). Esta proposição fundamenta e justifica os objetivos do presente estudo.

A etapa de associação das larvas com um substrato segue estímulos físicos e químicos (Pawlik 1992). A larva de hidrozoários da família Hydractiniidae apresenta células neurosensoriais e nervosas, além dos cnidócitos que permitem, respectivamente, detectar o movimento de objetos próximos e se agarrar a eles pela descarga dos nematocistos (Weis *et al.* 1985). As larvas investigam o substrato e se aderem temporariamente, reiniciando a busca até encontrar o microhabitat adequado (Walther *et al.* 1996). O biofilme de microorganismos que cobre o substrato libera substâncias químicas que induzem a metamorfose (Kroiher & Berking 1999). Em substratos já ocupados por recrutas, concluiu-se que a larva dos hidractinídeos não é capaz de reconhecer coespecíficos, não evitando a ocupação do mesmo microhabitat e a subsequente competição intraespecífica (Yund *et al.* 1987). Ademais, a presença de colônias dessa família em superfícies adjacentes frequentemente resulta em interações agonísticas e adaptação morfológica para a

competição (Yund *et al.* 1987; Buss & Grosberg 1990; Hart & Grosber 1999; Ferrel 2004, 2008). A ação da larva em encontros interespecíficos e as consequentes interações foram menos investigadas (Sutherland & Karlson 1977; Karlson 1978).

Organismos já presentes sobre um substrato podem influenciar fortemente os recrutamentos posteriores (Dean & Hurd 1980; Osman & Whitlatch 1995a, 1995b), até mesmo quando são removidos de substratos que serão novamente expostos à colonização (Ralston & Swain 2014). A presença de recrutas é associada à limitação de espaço disponível para assentamento, de forma que os primeiros colonizadores de uma comunidade podem inibir o assentamento e o recrutamento de novos organismos por uma série de mecanismos. Além da prevenção física do assentamento pela colonização prévia do espaço, os residentes de uma comunidade podem limitar a chegada de larvas pela alteração no fluxo da água ou podem consumir as larvas. Após o assentamento, a mortalidade dos recém-chegados pode se acentuar por interações competitivas e sobreposição pelos organismos residentes (Keough 1998; Holloway & Keough 2002).

Na biologia de invasões, defende-se que a eficiência na exploração dos recursos é a principal maneira pela qual uma comunidade residente pode resistir ao estabelecimento de espécies exóticas (Stachowicz *et al.* 1999; Dunstan & Johnson 2004; Tilman 2004). Essa característica da comunidade resulta na resistência biótica, hipótese segundo a qual as interações entre as espécies no habitat invadido estabelecem limites à invasão (Elton 1958).

A ocupação prévia do espaço, pode, alternativamente, favorecer a colonização de espécies de recrutamento tardio, ao aumentar a complexidade e a área do substrato, disponibilizando novas superfícies como conchas e tubos, ou pela liberação de pistas químicas às larvas (Rodriguez 2006; Ruesink 2007; Gestoso *et al.* 2014). Desse modo, a resposta de potenciais recrutas à uma comunidade, que já utilizou completamente o espaço, depende da identidade das espécies presentes, que regularão as interações bióticas entre os organismos (Sutherland & Karlson 1977; Ordóñez *et al.* 2013), dos recursos necessários ao desenvolvimento dos recrutas (Giménez & Jenkins 2013; Rius *et al.* 2014), bem como do contexto ambiental (Gestoso *et al.* 2014).

Duas métricas podem ser consideradas para avaliar o recrutamento em uma comunidade sésil: a presença das espécies e suas abundâncias (Migotto *et al.* 2001; Kremer *et al.* 2010). Após garantir espaço para colonização (presença), a abundância das espécies recém-chegadas pode ser quantificada pelo número de

indivíduos e pelo crescimento no período de observação do recrutamento (geralmente um ou dois meses; Dean & Hurd 1980; Hurlbut 1991). Estas variáveis indicam a capacidade de colonização de um invasor, que, de acordo com sua habilidade competitiva, pode se tornar uma espécie dominante ou rara na comunidade invadida (Giménez & Jenkins 2013). Nesse contexto, o presente trabalho objetiva monitorar o recrutamento de *Podocoryna loyola* e comparar seus padrões de colonização, entre comunidades de recrutas (substratos limpos) e comunidades em sucessão (substratos ocupados). Estas comparações testarão se o recrutamento e o crescimento inicial de *P. loyola* são independentes ou limitados pela comunidade pré-existente. A hipótese de trabalho é: se a comunidade de invertebrados sésseis da foz do Rio Itiberê, Baía de Paranaguá, oferece, ao longo de seu desenvolvimento, resistência ao recrutamento e ao crescimento dos recrutas de *P. loyola*, então o número e a cobertura das colônias do hidroide serão significativamente maiores nos substratos limpos em relação aos ocupados.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

A Baía de Paranaguá, localizada ao norte da planície litorânea do Estado do Paraná, adentra cerca de 46 km pela planície costeira, com largura máxima de 10 km (Bigarella 2001; Figura 1). O clima da região é subtropical úmido; nos meses mais quentes, a temperatura média do ar é superior a 22°C. A precipitação anual, de mais 3000 mm, é dividida entre uma estação chuvosa, durante a primavera e verão (de outubro a março), e uma estação seca, ao longo do outono e inverno (de abril a setembro) (Mizerkowski *et al.* 2012). A variação da salinidade é de 12 a 29 no verão e 20 a 34 no inverno, enquanto a temperatura média da água oscila entre 23° a 30°C no verão e 18° a 25°C no inverno (Lana *et al.* 2001; Marone *et al.* 2005).

O estuário sofre o impacto de diversas atividades antrópicas como a indústria portuária, dragagens, descarga de efluentes domésticos e industriais, turismo e crescente urbanização (Lana *et al.* 2001; Mizerkowski *et al.* 2012).

Local dos experimentos

Os experimentos foram realizados na marina do Iate Clube de Paranaguá (25°30'54.73" S, 48°30'1.04" O), situada no interior da Baía de Paranaguá, na foz do rio Itiberê (Figura 1). Essa região corresponde ao setor polihalino (salinidade entre

15 e 25) da baía. O late Clube de Paranaguá apresenta dois píeres de concreto, que levam às embarcações, e os flutuantes são de fibra de vidro, cobertos por madeira.

Os parâmetros abióticos (temperatura e salinidade) foram mensurados duas vezes por mês na marina late Clube de Paranaguá, de maio 2011 a julho 2012 e nos meses de março e abril 2013. As medidas de temperatura foram tomadas com termômetro de mercúrio simples e de salinidade com refratômetro manual a partir da água coletada em um balde.

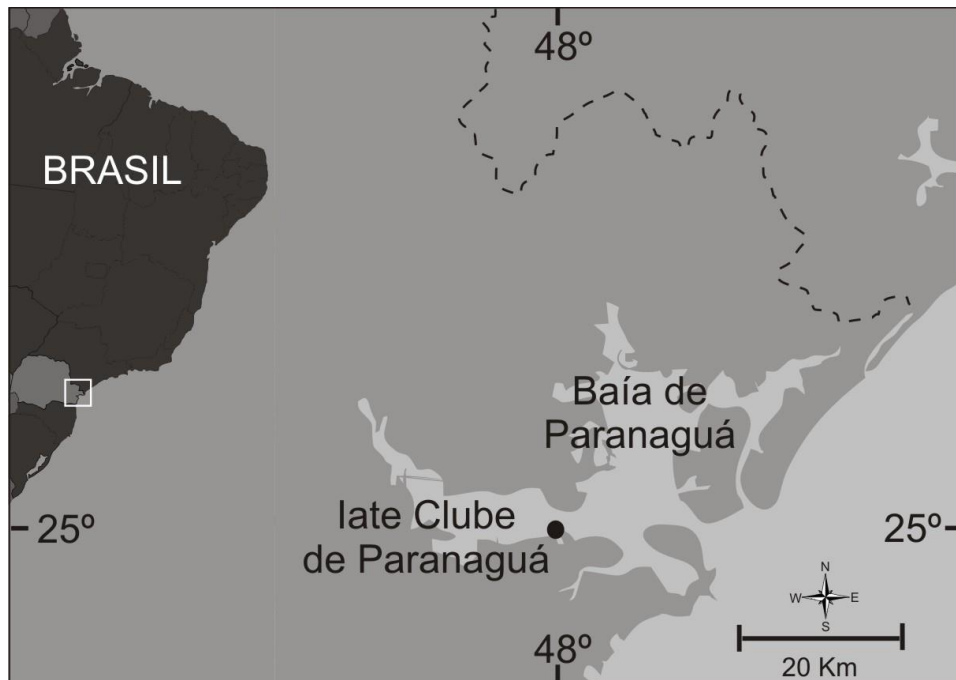


Figura 1. Mapa do local dos experimentos na Baía de Paranaguá/Paraná.

Desenho e Procedimentos Experimentais

Dezesseis placas de polietileno negro de 144 cm² de lado foram utilizadas como substrato para a realização dos experimentos. Uma das faces das placas foi lixada para a formação de microhabitats e maximizar a colonização de organismos. Etiquetas identificavam esta face para análise. As placas foram presas, com abraçadeiras plásticas, em quatro estruturas retangulares de 80 cm X 30 cm, construídas com canos de PVC. Duas réplicas dos experimentos descritos a seguir foram presas, de forma arbitrária, em cada uma das estruturas. Os substratos ficaram em posição vertical, perpendiculares ao eixo de sustentação das estruturas (Figura 2), e com uma distância de 12 cm entre si a fim de minimizar o atrito. As estruturas foram amarradas aos flutuadores do late Clube de Paranaguá a aproximadamente 1 m de profundidade.

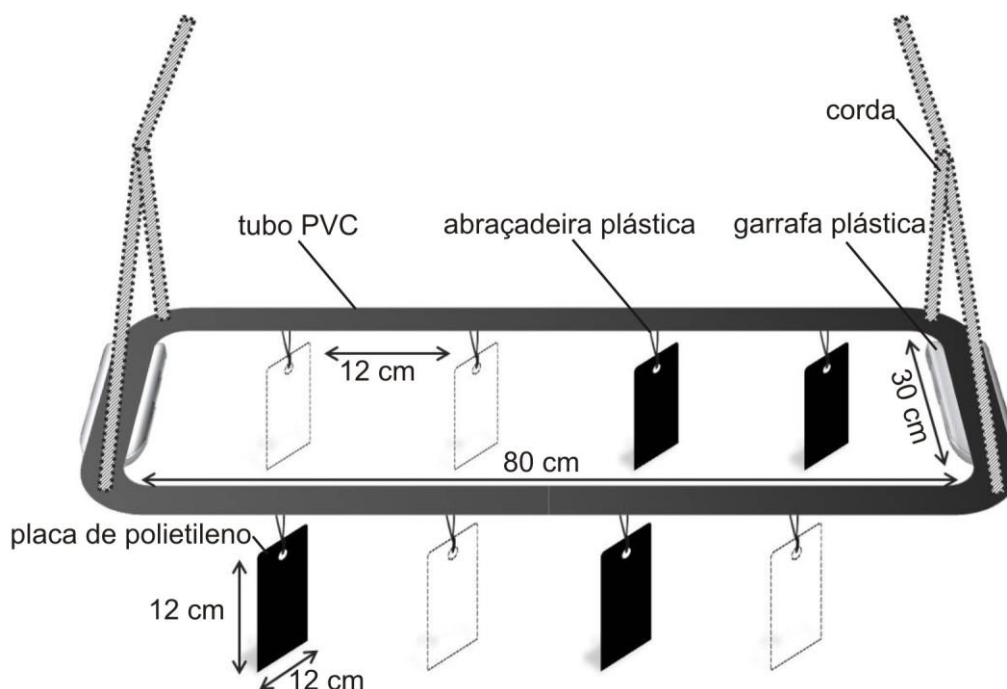


Figura 2. Esquema da estrutura replicada quatro vezes para sustentação do conjunto experimental. As placas pretas indicam as duas réplicas dos tratamentos Recrutamento e Controle fixadas arbitrariamente em cada estrutura. As placas brancas indicam réplicas de dois tratamentos utilizados em outros experimentos (capítulos 2 e 3).

Ao completarem dois meses de submersão, as oito placas que constituíram o tratamento Recrutamento (substratos limpos) eram retiradas e substituídas por novas. As placas retiradas eram anestesiadas com mentol e fixadas em formol 4% para posterior análise. As outras oito placas que constituíram o tratamento Controle (substratos ocupados) permaneceram submersas por 24 meses, de maio 2011 a maio 2013. Ao longo deste período de recrutamento e desenvolvimento da comunidade, as placas eram retiradas do conjunto experimental para fotografia em uma frequência quinzenal.

As placas eram fotografadas imersas em água e depois devolvidas aos conjuntos experimentais. Durante o tempo da realização das fotografias, as placas eram mantidas em recipientes plásticos, com água do local e aeração constante. Devido a perdas de réplicas, cinco placas Recrutamento e cinco Controle foram consideradas para análise em cada período.

Análise das Placas

No laboratório, as placas Recrutamento foram analisadas sob lupa com o auxílio de uma grade com 81 quadrículas de 1 cm X 1 cm. A porcentagem de cobertura de todos os organismos, de sedimento e espaços vazios, e a cobertura e o número de colônias de *P. loyola* foram estimados.

A análise das placas Controle foi realizada no programa *photoQuad* 1.2 (Trygonis & Sini 2012), no qual as fotografias eram editadas e padronizadas quanto à área : área total de 144 cm², delimitando-se 100 cm² para análise (Figura 3). Neste programa, foi registrada a composição específica da comunidade incrustante, a porcentagem de cobertura dos organismos a partir da sobreposição de 324 pontos igualmente distribuídos (os pontos cobriam uma área semelhante àquela das quadrículas da grade utilizada para a análise das placas Recrutamento) e a cobertura e o número de colônias de *P. loyola*. O fato de *P. loyola* ser um organismo estolonar, raramente sobreposto por outras espécies, e da comunidade não apresentar grande complexidade estrutural ao longo do tempo (organismos tridimensionais, que aumentam a complexidade estrutural, foram predominantemente hidroides campanularídeos, cracas e algas filamentosas) garantiram uma estimativa satisfatória do recrutamento da espécie através das fotografias, comparável aos dados obtidos das placas Recrutamento, sob lupa (Figura 3).



Figura 3. Exemplo de fotografia de uma placa controle analisada quanto ao recrutamento de *P. loyola*: o quadrado vermelho delimita a área de análise (100 cm²) e o contorno azul delimita uma colônia do hidróide para o cálculo da porcentagem de cobertura do recruta.

Análise dos Dados

Para avaliar o recrutamento e a ocupação do espaço por *P. loyola* em substratos limpos e em processo de sucessão (substratos ocupados), o número e a cobertura das colônias do hidroide foram comparados, entre o tratamento Recrutamento e o Controle. Para se fazer a correspondência temporal entre esses tratamentos, foram considerados os dados das placas Controle registrados nas mesmas datas em que as placas Recrutamento foram coletadas. A partir da visualização das fotografias, foi possível registrar novos recrutas do hidroide ao longo do tempo nas placas Controle (colônias menores e separadas espacialmente de colônias registradas previamente). Nas análises de comparação com o tratamento Recrutamento, foram consideradas somente as colônias identificadas como novos recrutas em cada bimestre nos Controles.

Os testes de Shapiro-Wilk e de Bartlett foram aplicados aos dados de cobertura dos recrutas, para verificar, respectivamente, a distribuição normal e a homogeneidade das variâncias. Como essas premissas para aplicação de testes paramétricos não foram atendidas, mesmo após tentativas de transformação (arcoseno da porcentagem de cobertura de *P. loyola*), a investigação das diferenças significativas entre a cobertura das colônias nas placas Recrutamento ao longo do tempo foi realizada pelo teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis. Testes *a posteriori* foram aplicados a fim de identificar as diferenças entre os pares de médias. A cobertura dos recrutas nas placas Controle foi comparada ao longo do tempo pelo teste de Friedman. A variação na cobertura dos recrutas entre o Recrutamento e Controle, em cada intervalo de tempo, foi analisada pelo teste de Wilcoxon para amostras independentes, unilateral. Os testes foram realizados no programa R versão 3.1.1. O nível de significância considerado foi 0,05.

As variações na cobertura dos demais organismos da comunidade, entre os meses e os tratamentos, foram analisadas com PERMANOVA. Para possibilitar as comparações na PERMANOVA e demais análises, a cobertura das espécies da família Campanulariidae e das espécies da infraclasse Cirripedia, identificadas nas placas Recrutamento (Tabela 1), foram somadas e reunidas nos morfotipos “Campanulariidae” e “Balanomorpha”, respectivamente. Esse procedimento foi feito para uniformizar a terminologia aplicada às placas Controle, uma vez que na análise das fotografias dessas placas, não foi possível distinguir as espécies daqueles

taxóns. Na PERMANOVA e nas análises posteriores, foram incluídos os dados de cobertura total das colônias de *P. loyola* nas placas Controle, em cada bimestre, não só a área das colônias identificadas como recrutas em cada período.

Os dados de cobertura das espécies/morfotipos, de espaços vazios e de sedimento foram transformados por raiz quadrada, que diminui a importância de espécies muito abundantes, e foi criada a matriz de similaridade de Bray Curtis. O desenho amostral considerou dois fatores, tratamentos e meses, fixos e ortogonais entre si. Comparações *a posteriori* entre os fatores que tiveram diferenças significativas ($p < 0,05$) foram investigadas por PERMANOVA *pairwise*. A visualização gráfica das diferenças encontradas na PERMANOVA foi obtida pela Análise Canônica de Coordenadas Principais (CAP), que gera os agrupamentos por meio de permutação. Correlações de Spearman foram utilizadas na análise CAP para determinar as principais espécies (vetores) responsáveis pelos agrupamentos. Para selecionar essas espécies, adotou-se, arbitrariamente, uma correlação acima de 0,5 ($p > 0,5$). As análises de PERMANOVA e CAP foram realizadas no pacote estatístico PRIMER 6.0 & PERMANOVA+.

RESULTADOS

Salinidade e temperatura da água no local estudo

No período de amostragem dos parâmetros abióticos, a temperatura variou de 16 a 31°C e a salinidade de 8 a 30‰. A temperatura elevou-se a partir do início da primavera (setembro 2011) e diminuiu no início do outono (março 2012; Figura 4). A salinidade mostrou um padrão inverso, sendo os menores valores registrados durante o verão e os maiores no inverno (Figura 4).

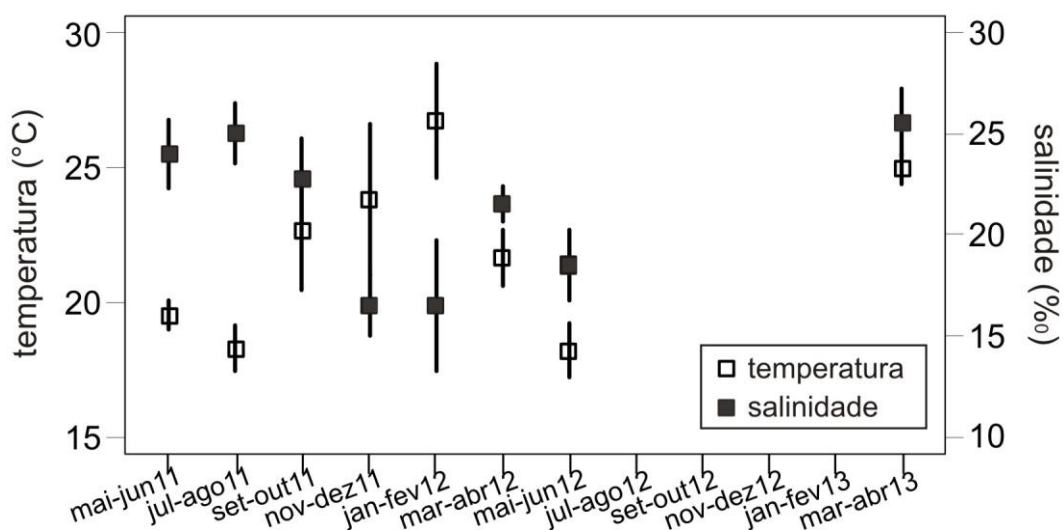


Figura 4. Média e desvio padrão da temperatura e da salinidade na Foz do Rio Itiberê (lote Clube de Paranaguá). O eixo X mostra os meses em grupos bimestrais. (n=4)

Podocoryna loyola

Podocoryna loyola ocorreu nas placas de recrutamento a partir do quarto bimestre do experimento (nov-dez 2011). Dezesete colônias foram registradas durante todo o período experimental. Picos de recrutamento ocorreram durante o verão e início do outono. O número de recrutas e a porcentagem de cobertura foram maiores nos bimestres de jan-fev e mar-abr de 2012 e 2013 (Kruskal-Wallis chi-squared = 33,13; g.l. = 11; $p < 0,05$; Figura 5A,B). A cobertura não sofreu influência do número de colônias, pois não foram registradas mais de uma colônia numa mesma placa.

Nas placas Controle, *P. loyola* foi registrada a partir do terceiro bimestre de submersão (set-out 2011). Outros recrutamentos foram registrados nos bimestres de jan-fev, mar-abr e set-out 2012 e mar-abr 2013, totalizando nove colônias. A cobertura não diferiu entre os períodos (maxT = 1.8362; $p > 0,05$; Figura 5A).

Nos três bimestres (jan-fev 2012, mar-abr 2012 e mar-abr 2013) em que houve colônias do hidroide em placas dos dois tratamentos, a cobertura dos recrutas foi maior nas placas de Recrutamento do que nas placas Controle (Figura 5A), com diferenças significativas nos bimestres de jan-fev 2012 e mar-abr 2013 (Wilcoxon test= 24, $p < 0,05$). Em geral, o mesmo padrão foi observado para o número de recrutas (Figura 5B).

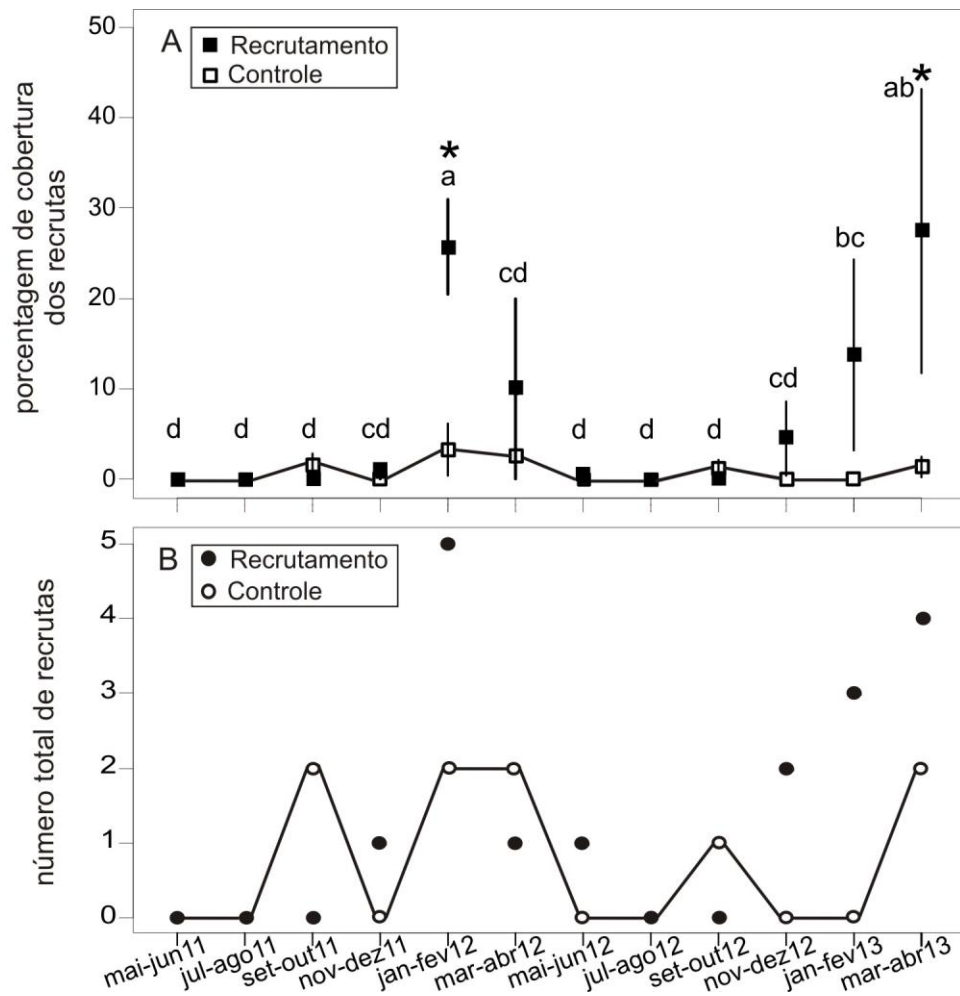


Figura 5. **A.** Média e desvio padrão da porcentagem de cobertura de *Podocoryna loyola* nas placas RECRUTAMENTO e CONTROLE. As letras indicam diferenças significativas ($p < 0,05$) entre os períodos amostrados nas placas RECRUTAMENTO. Os asteriscos indicam diferenças significativas entre Recrutamento e Controle. **B.** Número total de colônias nas placas RECRUTAMENTO e CONTROLE. Os meses no eixo X são referentes ao período de instalação das placas Recrutamento. ($n=5$)

Demais organismos incrustantes

Três morfotipos de algas filamentosas e 32 espécies/morfotipos de invertebrados incrustantes foram registrados nas placas recrutamento, além de *P. loyola*. Entre os invertebrados, foram identificados 11 cnidários, dois anelídeos poliquetas, dois bivalves, sete crustáceos, sete briozoários, um entoprocto e duas ascídias. Nos Controles, além de *P. loyola*, dois morfotipos de algas filamentosas, uma verde e outra marrom, um morfotipo de alga verde laminar e 23 espécies/morfotipos de invertebrados bênticos colonizaram as placas. Dos invertebrados, três são morfotipos de poríferos, seis cnidários, dois anelídeos

poliquetas, dois moluscos, três crustáceos, cinco briozoários e duas ascídias (Tabela 1).

Nas placas de recrutamento, o briozoário *Hippoporinna indica* Pillai, 1978 foi o organismo mais frequente e mais abundante na maioria dos bimestres. Frequência similar foi observada para *Electridae* spp., mas com abundância inferior à de *H. indica* (Figura 7). Nos períodos mais frios, o hidroide *Clytia gracilis* (M. Sars, 1850), Entoprocta e a ascídia *Diplosoma* sp. foram abundantes nos Recrutamentos (Tabela 1).

Nos controles, os morfotipos Porifera sp. 1 e Porifera sp. 2 foram frequentes no primeiro ano de submersão das placas, sem oscilações bruscas de cobertura. Campanulariidae ocorreu em todos os bimestres, com pico de abundância no início do segundo ano de submersão, durante o outono (mai-jun 2012), seguido de queda na cobertura na primavera dos dois anos (Figura 7). O hidroide *Hydractinia* sp. foi abundante no fim do primeiro ano de experimento, o octocoral *Stragulum bicolor* van Ofwegen & Haddad, 2011 e Balanomorpha tiveram acréscimo de cobertura a partir do segundo ano. *Electridae* spp. foi mais abundante nos primeiros bimestres de experimento e *H. indica* durante o primeiro ano (Figura 7). A ascídia *Diplosoma* sp. apresentou maiores coberturas nos bimestres finais de submersão.

Grandes áreas vazias nas placas, ou com sedimento, foram observadas em alguns bimestres, tanto nas placas Recrutamento como nas placas Controle (Tabela 1).

Tabela 1. Porcentagem de cobertura média e desvio padrão dos táxons, sedimento e espaço vazio registrados nas placas de recrutamento e nos controles. Os bimestres se referem aos períodos de instalação das placas recrutamento. T = tratamento; R = recrutamento; C = controle; X = espécies presentes nas placas, mas com cobertura média inferior a 5,0% no bimestre em questão; n.i. = não identificado.

[illegible]

Tabela 1. continuação

[illegible]

Tabela 1. continuação

[illegible]

Tabela 1. continuação

[illegible]

Tabela 1. continuação

Espécies/morfotipos	T	Mai-Jun 11	Jul-Ago 11	Set-Out 11	Nov-Dez 11	Jan-Fev 12	Mar-Abr 12	Mai-Jun 12	Jul-Ago 12	Set-Out 12	Nov-Dez 12	Jan-Fev 13	Mar-Abr 13
Família Alcyoniidae													
<i>Alcyonidium</i> sp.	R	-	-	-	-	-	-	-	5,0±4,0	-	-	-	-
	C	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ENTROPOCTA													
Entoprocta n.i.	R	X	X	X	X	-	X	X	28,5±21,0	17,0±10,5	X	X	X
	C	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CHORDATA													
Classe Ascidiacea													
Ordem Aplousobranchia													
Família Didemnidae													
<i>Diplosoma</i> sp.	R	-	8,0±16,0	44,0±15,0	15,0±15,0	-	-	-	-	8,0±10,0	-	-	-
	C	-	X	12,0±21,0	X	X	-	-	-	15,0±20,0	6,0±12,0	5,0±7,0	-
Ordem Stolidobranchia													
Família Molgulidae													
<i>Molgula salvadori</i> Monniot C., 1970	R	X	X	X	X	X	X	X	-	-	-	-	-
	C	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Outros													
Sedimento	R	23,0±14,0	11,0±4,0	-	-	X	X	5,0±2,0	24,0±12,0	17,0±8,0	X	7,0±3,0	11,0±8,0
	C	11,5±26,0	8,5±14,0	X	X	X	7,0±16,0	-	-	X	20,0±28,0	X	-
Vazio	R	7,0±3,0	8,0±5,0	X	X	15,0±5,0	X	16,0±9,0	5,0±3,0	10,0±9,0	X	8,8±8,0	11,0±10,0
	C	2,0±3,5	5,0±4,0	5,0±5,0	X	X	X	X	11,0±17,0	X	X	5,0±7,0	X

* A cobertura das espécies da família Campanulariidae e das espécies da infraclasse Cirripedia, identificadas nas placas de recrutamento, foram somadas e reunidas nos morfotipos "Campanulariidae" e Balanomorpha, respectivamente, para a comparação com os dados das placas controle, nas quais a análise das fotografias não possibilitou a distinção entre as espécies daqueles taxóns.

** Os dados de cobertura de *P. loyola* das placas controle se referem somente às colônias identificadas como recrutas em cada bimestre.

A cobertura de algas, invertebrados, sedimento e áreas vazias diferiu na interação entre os tratamentos e os bimestres (PERMANOVA; Tabela 2). Nas comparações pareadas (PERMANOVA *pairwise test*), dentro de cada tratamento, a cobertura da comunidade diferiu entre quase todos os bimestres no tratamento Recrutamento. Nos Controles, a cobertura diferiu principalmente entre os bimestres do primeiro ano do experimento em relação ao segundo ano, enquanto que os valores de cobertura do segundo ano praticamente não diferiram entre os bimestres (Tabela 3). Em cada bimestre, a cobertura dos organismos, sedimento e áreas vazias diferiu entre os tratamentos, com exceção do período de novembro 2011 (Tabela 4).

Tabela 2. PERMANOVA com base na similaridade de Bray-Curtis da cobertura dos táxons, sedimento e espaço vazios. * diferença significativa ($p < 0,05$).

Fatores	gl	MS	Pseudo-F	p (perm)
Tratamentos	1	45849	33,489	*
Bimestres	11	7345,1	5,365	*
Tratamentos x Bimestres	11	4533,6	3,3114	*
Resíduo	93	1369,1		
Total	116			

Tabela 3. PERMANOVA *pairwise* da cobertura dos táxons, sedimento e espaço vazios para a interação entre tratamento e bimestres (bimestres dentro de cada tratamento). * diferença significativa ($p < 0,05$); n.s. = diferença não significativa.

Bimestres	Recrutamento		Controle		Bimestres	Recrutamento		Controle	
	t	p(perm)	t	p(perm)		t	p(perm)	t	p(perm)
Mai-Jun.11 X Jul-Ago.11	2,3228	*	2,9099	*	Nov-Dez.11 X Jul-Ago.12	4,0454	*	2,2028	*
Mai-Jun.11 X Set-Out.11	4,5282	*	2,1927	*	Nov-Dez.11 X Set-Out.12	3,5613	*	2,288	*
Mai-Jun.11 X Nov-Dez.11	2,929	*	2,5547	*	Nov-Dez.11 X Nov-Dez.12	1,4634	n.s.	1,7216	*
Mai-Jun.11 X Jan-Fev.12	4,4267	*	2,739	*	Nov-Dez.11 X Jan-Fev.13	2,429	*	1,4493	n.s.
Mai-Jun.11 X Mar-Abr.12	3,0318	*	2,6463	*	Nov-Dez.11 X Mar-Abr.13	2,4588	*	1,7482	*
Mai-Jun.11 X Mai-Jun.12	2,8605	*	2,8307	*	Jan-Fev.12 X Mar-Abr.12	2,5566	*	0,68123	n.s.
Mai-Jun.11 X Jul-Ago.12	4,3152	*	2,5349	*	Jan-Fev.12 X Mai-Jun.12	3,5766	*	1,3613	n.s.
Mai-Jun.11 X Set-Out.12	3,4649	*	2,6074	*	Jan-Fev.12 X Jul-Ago.12	5,219	*	2,07	*
Mai-Jun.11 X Nov-Dez.12	2,985	*	2,2843	*	Jan-Fev.12 X Set-Out.12	4,541	*	1,7644	*
Mai-Jun.11 X Jan-Fev.13	2,6523	*	2,4377	*	Jan-Fev.12 X Nov-Dez.12	3,1966	*	0,87526	n.s.
Mai-Jun.11 X Mar-Abr.13	2,3545	*	2,5539	*	Jan-Fev.12 X Jan-Fev.13	2,8801	*	0,58218	n.s.
Jul-Ago.11 X Set-Out.11	2,3089	*	1,3307	n.s.	Jan-Fev.12 X Mar-Abr.13	2,0683	*	0,8182	n.s.
Jul-Ago.11 X Nov-Dez.11	2,9335	*	1,7142	*	Mar-Abr.12 X Mai-Jun.12	1,9592	*	0,64897	n.s.
Jul-Ago.11 X Jan-Fev.12	3,3979	*	2,3091	*	Mar-Abr.12 X Jul-Ago.12	3,6617	*	1,8957	n.s.
Jul-Ago.11 X Mar-Abr.12	2,903	*	2,5529	*	Mar-Abr.12 X Set-Out.12	3,2253	*	1,4763	n.s.
Jul-Ago.11 X Mai-Jun.12	2,3008	*	2,9897	*	Mar-Abr.12 X Nov-Dez.12	1,9054	*	0,86917	n.s.
Jul-Ago.11 X Jul-Ago.12	2,5003	*	3,1225	*	Mar-Abr.12 X Jan-Fev.13	2,336	*	0,6745	n.s.
Jul-Ago.11 X Set-Out.12	2,011	*	3,1704	*	Mar-Abr.12 X Mar-Abr.13	2,0386	*	0,50522	n.s.
Jul-Ago.11 X Nov-Dez.12	2,6114	*	2,1124	*	Mai-Jun.12 X Jul-Ago.12	3,0914	*	1,8914	n.s.
Jul-Ago.11 X Jan-Fev.13	2,3561	*	2,1438	*	Mai-Jun.12 X Set-Out.12	2,9539	*	1,4496	n.s.
Jul-Ago.11 X Mar-Abr.13	2,0524	*	2,3975	*	Mai-Jun.12 X Nov-Dez.12	2,4109	*	1,1165	n.s.
Set-Out.11 X Nov-Dez.11	2,7375	*	1,0389	n.s.	Mai-Jun.12 X Jan-Fev.13	2,2866	*	1,0874	n.s.
Set-Out.11 X Jan-Fev.12	5,0402	*	1,5673	*	Mai-Jun.12 X Mar-Abr.13	2,0707	*	0,77682	n.s.
Set-Out.11 X Mar-Abr.12	3,0353	*	1,7107	*	Jul-Ago.12 X Set-Out.12	1,887	*	0,95028	n.s.
Set-Out.11 X Mai-Jun.12	3,3064	*	1,9582	*	Jul-Ago.12 X Nov-Dez.12	4,168	*	1,5249	n.s.
Set-Out.11 X Jul-Ago.12	4,1439	*	1,8102	*	Jul-Ago.12 X Jan-Fev.13	4,0632	*	1,6306	n.s.
Set-Out.11 X Set-Out.12	3,1808	*	1,7876	*	Jul-Ago.12 X Mar-Abr.13	3,3644	*	1,8298	*
Set-Out.11 X Nov-Dez.12	3,1446	*	1,5249	*	Set-Out.12 X Nov-Dez.12	3,3935	*	1,1366	n.s.
Set-Out.11 X Jan-Fev.13	3,3954	*	1,4125	n.s.	Set-Out.12 X Jan-Fev.13	3,3726	*	1,3207	n.s.
Set-Out.11 X Mar-Abr.13	3,1088	*	1,7421	n.s.	Set-Out.12 X Mar-Abr.13	2,7326	*	1,5451	n.s.
Nov-Dez.11 X Jan-Fev.12	3,1457	*	1,5226	n.s.	Nov-Dez.12 X Jan-Fev.13	1,571	n.s.	0,48032	n.s.
Nov-Dez.11 X Mar-Abr.12	1,6136	*	1,6895	*	Nov-Dez.12 X Mar-Abr.13	2,0352	*	0,73715	n.s.
Nov-Dez.11 X Mai-Jun.12	2,6587	*	2,3105	*	Jan-Fev.13 X Mar-Abr.13	1,4683	n.s.	0,4148	n.s.

Tabela 4. PERMANOVA *pairwise* da cobertura dos táxons, sedimento e espaço vazios para a interação entre tratamentos e bimestres (bimestres entre cada tratamento). * diferença significativa ($p < 0,05$); n.s. = diferença não significativa.

	Grupos	t	p(perm)
Mai-Jun.11	Recrutamento X Controle	4,7037	*
Jul-Ago.11	Recrutamento X Controle	2,5854	*
Set-Out.11	Recrutamento X Controle	2,1772	*
Nov-Dez.11	Recrutamento X Controle	1,8034	n.s.
Jan-Fev.12	Recrutamento X Controle	1,7631	*
Mar-Abr.12	Recrutamento X Controle	2,2707	*
Mai-Jun.12	Recrutamento X Controle	3,007	*
Jul-Ago.12	Recrutamento X Controle	2,9046	*
Set-Out.12	Recrutamento X Controle	3,1166	*
Nov-Dez.12	Recrutamento X Controle	2,0166	*
Jan-Fev.13	Recrutamento X Controle	1,9735	*
Mar-Abr.13	Recrutamento X Controle	2,1396	*

A análise canônica de coordenadas principais (CAP) mostra as diferenças detectadas na PERMANOVA (Tabelas 2 a 4). Entre os tratamentos, a correlação canônica dos dois eixos foi de $\delta_1 = 0,99$ e $\delta_2 = 0,99$. Em relação ao eixo 1, observa-se que a maior cobertura do briozário *H. indica* caracterizou as placas Recrutamento e algumas amostras do Controle (Figura 6), que foram separadas das demais pela cobertura de *P. loyola* e do morfotipo Campanulariidae (Figura 6 e 7). Associada ao eixo 2, observou-se a separação entre os bimestres do Controle, devido aos maiores valores de cobertura de *P. loyola* e do morfotipo Campanulariidae (Figura 6 e 7). Na CAP da interação entre os tratamentos e os bimestres, a correlação canônica dos eixos foi de $\delta_1 = 0,94$ e $\delta_2 = 0,91$. Os bimestres foram claramente separados em relação aos tratamentos no eixo 1, devido a maior cobertura e frequência de *H. indica* e de Electridae spp. nas placas Recrutamento. Os bimestres do segundo ano de experimento de ambos os tratamentos, mas sobretudo dos Controles, foram separados em relação ao eixo 2. As espécies responsáveis pela separação dos bimestres do tratamento Recrutamento foram os morfotipos Polychaeta sp.2, Entoprocta sp., Amphipoda e a cobertura de sedimento (Figura 7 e 8). A CAP não detectou espécies associadas aos agrupamentos dos bimestres do tratamento controle, todavia pode-se observar maior cobertura de *P. loyola* no segundo ano de experimento em relação ao primeiro ano (Figura 7).

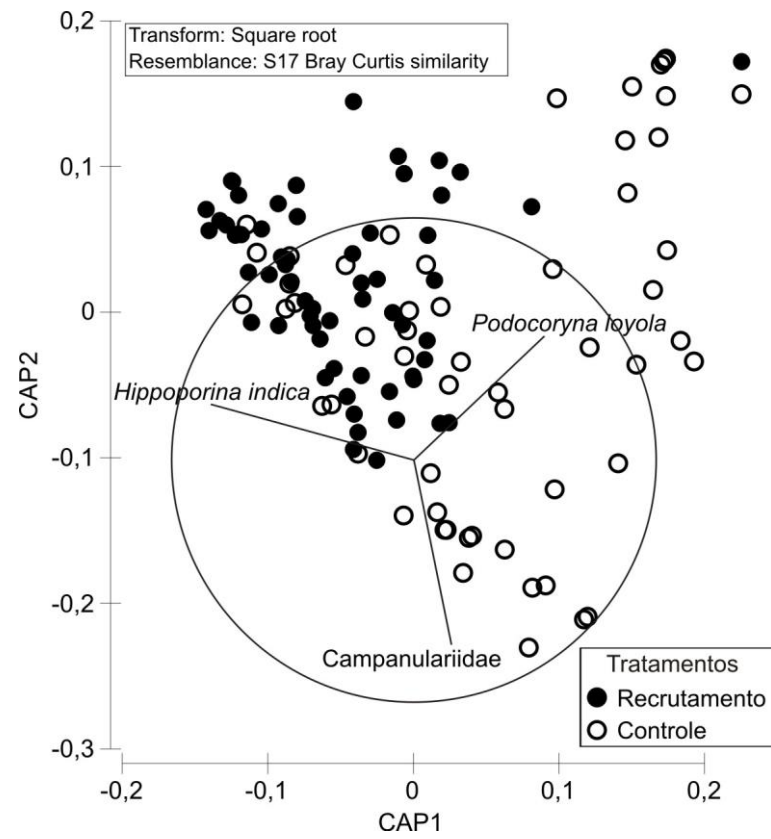


Figura 6. Análise canônica de coordenadas principais (CAP) com os bimestres e os táxons que contribuíram para as diferenças entre os tratamentos (foram selecionados os táxons que apresentaram correlação de Spearman acima de 0,5).

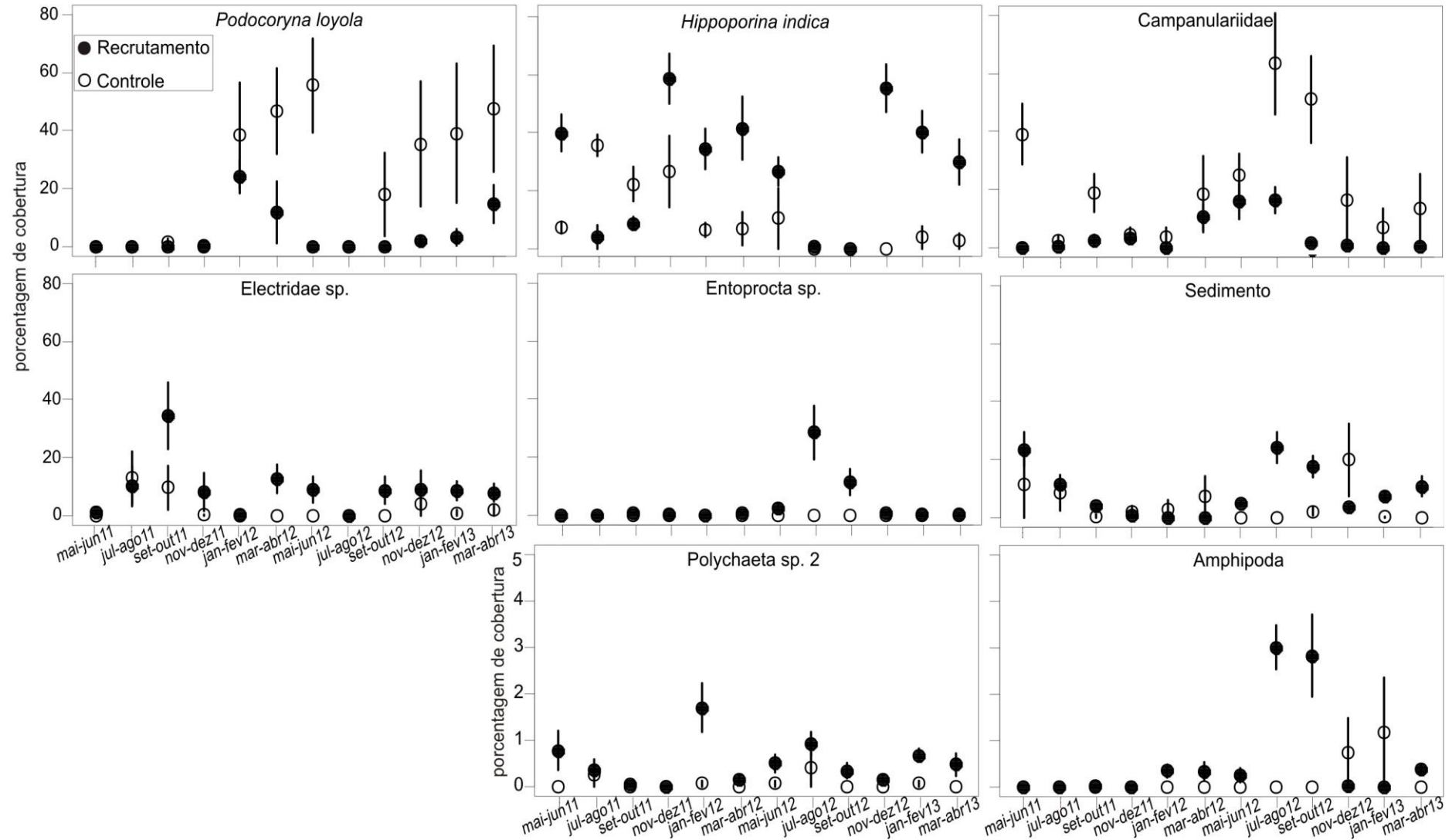


Figura 7. Porcentagem de cobertura média e desvio padrão, em cada tratamento e bimestres, dos vetores responsáveis pelos agrupamentos nas análises canônicas de coordenadas principais (CAP; Figuras 6 e 8). O gráfico *P. loyola* mostra, para as placas Controle, os dados de cobertura total das colônias em cada bimestre, não só a área das colônias identificadas como recrutas, apresentadas na Figura 5A. Observar as escalas dos gráficos.

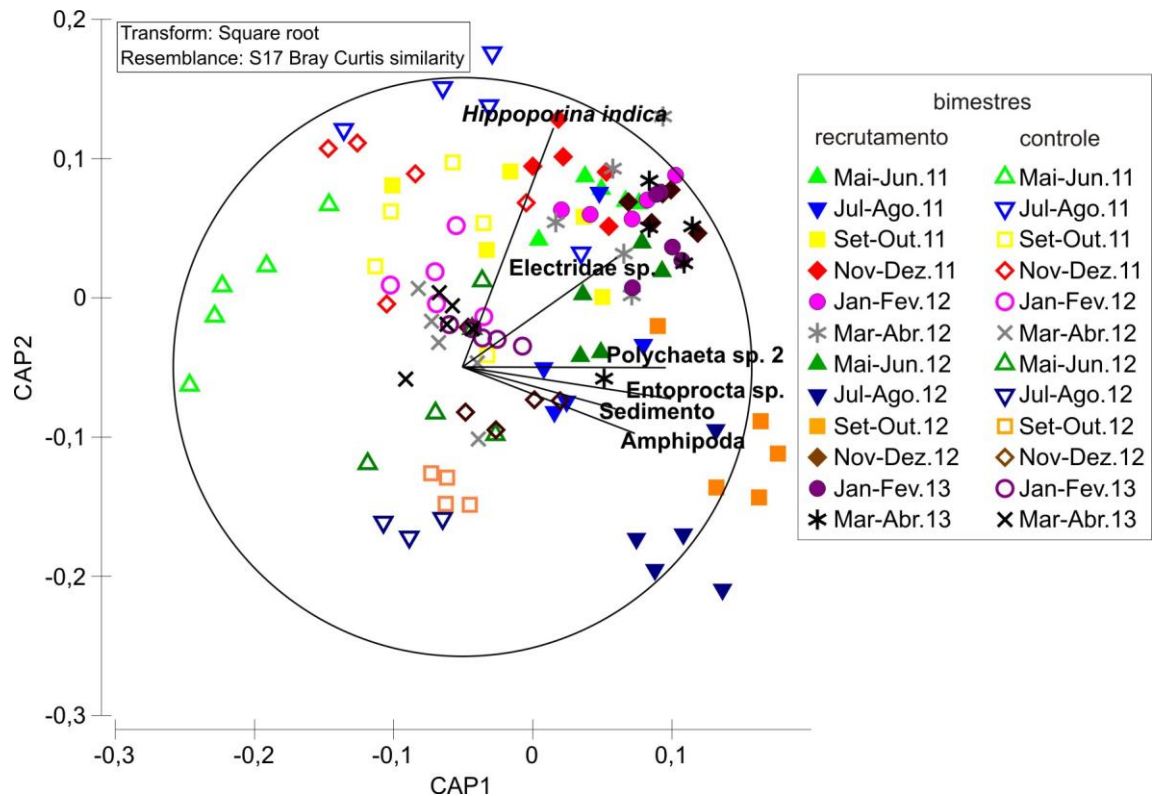


Figura 8. Análise canônica de coordenadas principais (CAP) com os táxons que contribuíram para as diferenças na interação entre os tratamentos e os bimestres (foram selecionados os táxons que apresentaram correlação de Spearman acima de 0,5).

DISCUSSÃO

Podocoryna loyola recrutou e cresceu tanto na comunidade de recrutas (placas Recrutamento, considerados substratos limpos), quanto na comunidade em sucessão (placas Controle, substratos ocupados). Nos períodos de picos de recrutamento (verão/outono; Figura 5A-B), o número de recrutas e a porcentagem de cobertura foram menores nas comunidades em sucessão (Controle). Esse fato indica que o recrutamento da espécie pode ser favorecido em comunidades em estágios iniciais de desenvolvimento, ou mesmo em superfícies limpas, e que uma comunidade em estágio de sucessão, embora difícil não é uma barreira suficientemente efetiva contra o recrutamento do hidróide.

O recrutamento é fortemente associado à disponibilidade de larvas no ambiente (Pineda *et al.* 2010) e o sucesso da invasão de uma espécie aumenta com a maior frequência de inoculação e número de propágulos (Simberloff 2009; Hedge

& Johnston 2012). Os dados deste trabalho, com maior recrutamento durante o verão e início do outono (Figura 5A-B) sugerem picos reprodutivos bem nítidos. Um padrão comum entre os hidroides é a ocorrência de períodos de fertilidade limitados (Boero & Fresi 1986; Bavestrello *et al.* 2006), seguidos de picos de recrutamento (Hughes 1983). Mesmo com baixas taxas de recrutamento (um a cinco recrutas), os picos de reprodução sexuada provavelmente favoreceram a colonização do hidroide, ao maximizar as chances de encontrar substrato para assentamento tanto em placas limpas quanto em pré-colonizadas.

A dinâmica temporal do recrutamento e do crescimento de *P. loyola* foi similar nas comunidades de recrutas e em sucessão: taxas nulas ou baixas nos meses frios (maio a setembro) e taxas mais elevadas durante os meses quentes (dezembro a abril, principalmente nas placas Recrutamento); corroborando estudos de longo prazo já realizados na região da foz do Rio Itiberê (Altvater 2009; Bettim 2013). Nos períodos de elevação da temperatura, os hidrozoários otimizam suas atividades e investem em reprodução e crescimento (Arillo *et al.* 1989). Esse é um fato alarmante, ao se considerar as previsões de favorecimento de espécies não-nativas devido ao aquecimento global (Sorte *et al.* 2010; Meek *et al.* 2012). O aumento da temperatura pode estender o período de maior esforço reprodutivo e crescimento das espécies exóticas e gerar maiores impactos no novo ambiente. Nossos resultados, entretanto mostram que os extremos de temperatura da água na foz do Rio Itiberê (18° a 30°C no inverno e verão, respectivamente) mantém a ocorrência e abundância de *P. loyola* no padrão registrado nos estudos anteriores (Altvater 2009; Bettim 2013).

Além da variação na temperatura nas estações de primavera e verão, há acréscimo na intensidade das chuvas (dezembro a abril), no litoral do Paraná e áreas adjacentes. A maior disponibilidade de alimento, decorrente da produção primária estimulada pelas chuvas (Fonseca *et al.* 2008), pode regular o ciclo temporal do hidroide (Boero & Fresi 1986; Di Camillo *et al.* 2008).

Nos períodos em que se esperavam picos de abundância da espécie (bimestres de jan-fev e mar-abr), as placas previamente ocupadas (Controle) apresentaram menor número e menor cobertura de colônias do que as placas limpas (Recrutamento), sugerindo que a comunidade em sucessão resistiu parcialmente à colonização de *P. loyola* (Figura 5A, B). As placas Controle, em fase sucessional, foram caracterizadas principalmente pela cobertura do morfotipo Campanulariidae e da própria *P. loyola* em consequência do crescimento dos primeiros recrutas

(Figuras 6, 7 e 8). Hidroides Campanulariidae colonizam o espaço de forma oportunista, caracterizada por ocupação pioneira do substrato e crescimento rápido (Standing 1976; Gili & Hughes 1995; Migotto *et al.* 2001; Cabral 2010). Essas características, possivelmente permitiram a pré-ocupação por Campanulariidae nos espaços abertos ao longo do processo de sucessão, impedindo novos recrutamentos de *P. loyola*. A presença prévia de colônias da própria espécie pode ter inibido a chegada e o crescimento de novos recrutas, devido a competição intraespecífica largamente reportada na literatura (Yund *et al.* 1987; Buss & Grosberg 1990; Hart & Grosberg 1999; Ferrel 2004, 2008). As placas de recrutamento, por sua vez, foram caracterizadas principalmente pela presença de recrutas do briozoário *H. indica* (Figuras 6, 7 e 8). Briozoários estolonais, como *H. indica*, estabelecem uma série de associações com hidroides, desde epibiose a parasitismo (Bavestrello *et al.* 2000; Puce *et al.* 2007). A presença de *H. indica* pode ter facilitado o recrutamento de *P. loyola*, pois em várias placas, de vários experimentos realizados na foz do Rio Itiberê, havia epibiose do hidroide sobre o briozoário (observações pessoais).

Maiores diferenças entre as placas Recrutamento e Controle foram observadas quanto à cobertura das colônias de *P. loyola* do que quanto ao número delas (Figura 5A, B), indicando que a existência prévia de uma comunidade, num intervalo de tempo bimestral, interfere mais no crescimento inicial de *P. loyola* do que no seu recrutamento (Figura 5A). A ausência de variação na cobertura dos recrutas de *P. loyola* nos Controles, ao longo do tempo experimental, sinaliza que a resistência à invasão/crescimento inicial independe das mudanças na composição da comunidade estudada, sobretudo no primeiro ano (Tabela 3; Figura 8).

O número similar de recrutas nos tratamentos, na maioria dos bimestres, sugere que a chegada das larvas ao substrato resultou mais do investimento reprodutivo (que supõe pressão de propágulos equivalente) do que da disponibilidade de espaço, ou da presença de espécies que inibiram ou facilitaram o recrutamento. Cabe ressaltar que o tratamento no qual se avaliou o recrutamento do hidroide, na presença de uma comunidade já estabelecida, era mantido intacto entre os períodos de análise. Diferente do realizado em estudos similares (Kremer *et al.* 2010; Altvater & Coutinho 2015), não havia a abertura de espaço pela remoção de colônias antigas do hidroide. Também nas placas Controle, os espaços naturalmente vazios foram pequenos e raros (Tabela 1), portanto, é possível inferir que *P. loyola* é capaz de recrutar em pequenos espaços na comunidade, bem como de forma

epizoica, recobrando cracas, briozoários, tubos de poliquetas e até mesmos outros hidroides (observação pessoal). Esse resultado reafirma que o primeiro determinante do sucesso no estabelecimento de espécies exóticas é a quantidade e qualidade de propágulos introduzidos (Lockwood *et al.* 2009).

Ao longo do tempo experimental, *P. loyola* cobriu amplos espaços nas placas pré-ocupadas por uma comunidade incrustante em processo de sucessão (Figura 7; Altvater 2009). Após os primeiros recrutamentos nas placas Controle, que ocorreram em set-out 2011, *P. loyola* atingiu coberturas de aproximadamente 40% do substrato, em jan-fev 2012, e de até mais de 50% após oito meses de colonização, em mar-abr 2012 e 2013 (Figura 7). Este padrão de alta cobertura se repetiu em 2013. Assim, pode-se concluir que a limitação ao crescimento dos recrutas de *P. loyola*, numa comunidade em desenvolvimento, ocorre num intervalo de dois a cinco meses após o recrutamento. Com o passar do tempo, possivelmente devido à capacidade de sobreposição de organismos vizinhos, o hidroide torna-se dominante na comunidade. Ainda é possível que os recrutamentos registrados nos Controles, após a expansão da cobertura de *P. loyola*, sofreram restrição ao crescimento pelas próprias colônias do hidroide, que recrutaram inicialmente e se tornaram abundantes nas placas (Figura 7; capítulo 2).

O recrutamento constitui a fase inicial da colonização do novo ambiente e representa uma medida do quão vulnerável a comunidade é à invasão. Os dados de recrutamento de dois anos, obtidos nesse trabalho, indicam que *P. loyola* está bem estabelecida na foz do rio Itiberê, com sazonalidade de recrutamento e ocorrência de ano a ano. A eficiência observada, tanto na ocupação de substratos limpos quanto na ocupação de substratos pré-colonizados, sugere uma fraca resistência da comunidade ao hidroide. Após a ocupação, foi observado que o desenvolvimento de *P. loyola*, em uma comunidade já estabelecida, só é contido por um curto intervalo de tempo. Assim, recomenda-se o monitoramento da espécie nos meses de elevação da temperatura na foz do Rio Itiberê, para a rápida detecção e remoção da espécie dos substratos. Tendo em vista o domínio gradual de *P. loyola* após a fase de recrutamento, sugere-se a investigação dos efeitos da espécie ao longo do desenvolvimento da comunidade.

REFERÊNCIAS

- Altwater L. (2009) Composição e sazonalidade de Cnidários em substrato artificial, na Foz do Rio Itiberê, Baía de Paranaguá, Paraná. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Brazil:151 pp.
- Altwater L., Coutinho R. (2015) Colonisation, competitive ability and influence of *Stragulum bicolor* van Ofwegen and Haddad, 2011 (Cnidaria, Anthozoa) on the fouling community in Paranaguá Bay, Southern Brazil. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 462:55–61.
- Arillo A., Bavestrello G., Boero F. (1989) Circannual cycle and oxygen consumption in *Eudendrium glomeratum* studies on a shallow water population. *Marine Ecology* 10:289–301.
- Bavestrello G., Puce S., Cerrano C., Balduzzi A. (2000) Life history of *Perarella schneideri* (Hydrozoa, Cytaedidae) in the Ligurian Sea. *Scientia Marina* 64:141–146.
- Bavestrello G., Puce S., Cerrano C., Zocchi E., Boero F. (2006) The problem of seasonality of benthic hydroids in temperate waters. *Chemistry and Ecology* 22:197–205.
- Bettim A.L. (2013) Sazonalidade de *Podocoryna* sp. nov. (Cnidaria, Hydrozoa, Hydractiniidae) na comunidade de substratos artificiais da foz do Rio Itiberê, Baía de Paranaguá, Paraná. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Brasil:60 pp.
- Bigarella J.J. (2001) Contribuição ao estudo da planície litorânea do Estado do Paraná. *Brazilian Archives of Biology and Technology Jubilee* Vo:65–110.
- Boero F., Fresi E. (1986) Zonation and evolution of a rocky bottom hydroid community. *Marine Ecology* 7:123–150.
- Buss L.W., Grosberg R.K. (1990) Morphogenetic basis for phenotypic differences in hydroid competitive behaviour. *Nature* 343:63–66.
- Cabral A.C. (2010) Recrutamento ou crescimento: qual é a estratégia para o sucesso de organismos sésseis na estruturação inicial de uma comunidade incrustante? Monografia de Bacharelado, Universidade Federal do Paraná, Brasil: 44 pp.

- Di Camillo C.G., Bavestrello G., Valisano L., Puce S. (2008) Spatial and temporal distribution in a tropical hydroid assemblage. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 88:1589–1599.
- Dean T.A., Hurd L.E. (1980) Development in an estuarine fouling community: the influence of early colonists on later arrivals. *Oecologia* 46:295–301.
- Dunstan P.K., Johnson C.R. (2004) Invasion rates increase with species richness in a marine epibenthic community by two mechanisms. *Oecologia* 138:285–292.
- Edwards K.F., Stachowicz J.J. (2012) Temporally varying larval settlement, competition, and coexistence in a sessile invertebrate community. *Marine Ecology Progress Series* 462:93–102.
- Elton C.S. (1958) *The ecology of invasions by animals and plants*. Chapman and Hall, London:181pp.
- Felippe C. (2016) Fauna incrustante do Complexo Estuarino de Paranaguá, com ênfase em espécies introduzidas. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Brasil:68 pp.
- Ferrel D.L. (2004) Fitness consequences of allorecognition-mediated agonistic interactions in the colonial hydroid *Hydractinia* [GM]. *The Biological bulletin* 206:173–87.
- Ferrel D.L. (2008) Field fitness, phalanx-guerrilla morphological variation, and symmetry of colonial growth in the encrusting hydroid genus *Hydractinia*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 88:1577–1587.
- Fonseca A., Brandini N., Machado E. da C., Brandini F.P. (2008) Variação espacial e sazonal da produção primária microfitobêntica em uma planície entremarés subtropical, Baía de Paranaguá, Paraná-Brasil. *INSULA Revista de Botânica* 37:19–34.
- Fraschetti S., Giangrande A., Terlizzi A., Boero F. (2003) Pre- and post-settlement events in benthic community dynamics. *Oceanologica Acta* 25:285–295.
- Gestoso I., Arenas F., Olabarria C. (2014) Biotic resistance and facilitation of a nonindigenous mussel vary with environmental context. *Marine Ecology Progress Series* 506:163–173.

- Gili J.-M., Hughes R.G. (1995) The ecology of marine benthic hydroids. In: Ansell A. D., Gibson R. N., Barnes M., editors. *The Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*. Scotland: UCL Press. pp 351–426.
- Giménez L., Jenkins S.R. (2013) Combining traits and density to model recruitment of sessile organisms. *PloS one* 8:e57849.
- Haddad M.A., Bettim A.L., Miglietta M.P. (2014) *Podocoryna loyola*, n. sp. (Hydrozoa, Hydractiniidae): a probably introduced species on artificial substrate from southern Brazil. *Zootaxa* 3796:494–506.
- Hart M.W., Grosber (1999) Kin interactions in a colonial Hydrozoan (*Hydractinia symbiolongicarpus*): population structure on a mobile landscape. *Evolution* 53:793–805.
- Hedge L.H., Johnston E.L. (2012) Propagule pressure determines recruitment from a commercial shipping pier. *Biofouling* 28:73–85.
- Holloway M.G., Keough M.J. (2002) Effects of an introduced polychaete, *Sabella spallanzanii*, on the development of epifaunal assemblages. *Marine Ecology Progress Series* 236:137–154.
- Hughes R.G. (1983) The life-history of *Tubularia indivisa* (Hydrozoa: Tubulariidae) with observations on the status of *T. ceratogyne*. *Journal of Marine Biological Association of United Kingdom* 63:467–479.
- Hurlbut C.J. (1991) Community recruitment: settlement and juvenile survival of seven co-occurring species of sessile marine invertebrates. *Marine Biology* 109:507–515.
- Karlson R.H. (1978) Predation and space utilization patterns in a marine epifaunal community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 31:225–239.
- Keough M.J. (1998) Responses of settling invertebrate larvae to the presence of established recruits. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 231:1–19.
- Keough M.J., Downes B.J. (1982) Recruitment of marine invertebrates: the role of active larval choices and early mortality. *Oecologia* 54:348–352.
- Kremer L.P., Rocha R.M., Roper J.J. (2010) An experimental test of colonization ability in the potentially invasive *Didemnum perlucidum* (Tunicata, Ascidiacea). *Biological Invasions* 12:1581–1590.

- Kroiher M., Berking S. (1999) On natural metamorphosis inducers of the cnidarians *Hydractinia echinata* (Hydrozoa) and *Aurelia aurita* (Scyphozoa). *Helgoland Marine Research* 53:118–121.
- Lana P.C., Marone E., Lopes R.M., Machado E. da C. (2001) The subtropical estuarine complex of Paranaguá Bay, Brazil. *Ecological Studies* 144:131–145.
- Lockwood J.L., Cassey P., Blackburn T.M. (2009) The more you introduce the more you get: the role of colonization pressure and propagule pressure in invasion ecology. *Diversity and Distributions* 15:904–910.
- Luz B.L.P. (2012) Espécies exóticas incrustantes nas Baías de Guaratuba e Paranaguá, Paraná. Relatório de pesquisa do 20º EVINCI da Universidade Federal do Paraná, Curitiba:20 pp.
- Marone E., Machado E. da C., Lopes R.M., Silva E.T. (2005) Land-ocean fluxes in the Paranaguá Bay estuarine system, southern Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography* 53:169–181.
- Meek M.H., Wintzer A.P., Wetzel W.C., May B. (2012) Climate change likely to facilitate the invasion of the non-native hydroid, *Cordylophora caspia*, in the San Francisco estuary. *PloS one* 7:e46373.
- Megina C., González-Duarte M.M., López-González P.J., Piraino S. (2012) Harbours as marine habitats: hydroid assemblages on sea-walls compared with natural habitats. *Marine Biology* 160:371–381.
- Menge B.A. (1991) Relative importance of recruitment and other causes of variation in rocky intertidal community structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 146:69–100.
- Migotto A.E., Marques A.C., Flynn M.N. (2001) Seasonal recruitment of hydroids (Cnidaria) on experimental panels in the São Sebastião Channel, Southeastern Brazil. *Bulletin of Marine Science* 68:287–298.
- Mizerkowski B.D., Hesse K.-J., Ladwig N., Costa Machado E., Rosa R., Araujo T., Koch D. (2012) Sources, loads and dispersion of dissolved inorganic nutrients in Paranaguá Bay. *Ocean Dynamics* 62:1409–1424.
- Narváez D.A., Navarrete S.A., Largier J., Vargas C.A. (2006) Onshore advection of warm water, larval invertebrate settlement, and relaxation of upwelling off central Chile. *Marine Ecology Progress Series* 309:159–173.

- Nogueira Jr M. (2012) Gelatinous zooplankton fauna (Cnidaria, Ctenophora and Thaliacea) from Baía da Babitonga (southern Brazil). *Zootaxa* 3398:1–21.
- Ordóñez V., Rius M., McQuaid C.D., Pineda M.C., Pascual M., Turon X. (2013) Early biotic interactions among introduced and native benthic species reveal cryptic predation and shifts in larval behaviour. *Marine Ecology Progress Series* 488:65–79.
- Osman R.W., Whitlatch R.B. (1995a) The influence of resident adults on recruitment: a comparison to settlement. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 190:169–198.
- Osman R.W., Whitlatch R.B. (1995b) The influence of resident adults on larval settlement: experiments with four species of ascidians. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 190:199–220.
- Osman R.W., Whitlatch R.B. (1998) Local control of recruitment in an epifaunal community and the consequences to colonization processes. *Hydrobiologia* 375/376:113–123.
- Pawlik J.R. (1992) Chemical ecology of the settlement of benthic marine invertebrates. *Oceanography and Marine Biology - An Annual Review*:273–335.
- Pineda J., Porri F., Starczak V., Blythe J. (2010) Causes of decoupling between larval supply and settlement and consequences for understanding recruitment and population connectivity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 392:9–21.
- Pineda J., Reyns N.B., Starczak V.R. (2008) Complexity and simplification in understanding recruitment in benthic populations. *Population Ecology* 51:17–32.
- Puce S., Bavestrello G., Di Camillo C.G., Boero F. (2007) Symbiotic relationships between hydroids and bryozoans. *Symbiosis* 44:137–143.
- Ralston E.A., Swain G.W. (2014) The ghost of fouling communities past: the effect of original community on subsequent recruitment. *Biofouling* 30:459–71.
- Rius M., Potter E.E., Aguirre J.D., Stachowicz J.J. (2014) Mechanisms of biotic resistance across complex life cycles. *Journal of Animal Ecology* 83:296–305.
- Rodriguez L.F. (2006) Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. *Biological Invasions* 8:927–939.

- Ruesink J.L. (2007) Biotic resistance and facilitation of a non-native oyster on rocky shores. *Marine Ecology Progress Series* 331:1–9.
- Sams M.A., Keough M.J. (2012) Contrasting effects of variable species recruitment on marine sessile communities. *Ecology* 93:1153–1163.
- Sams M.A., Keough M.J. (2013) Effects of early recruits on temperate sessile marine community composition depend on other species recruiting at the time. *Oecologia* 173:259–268.
- Simberloff D. (2009) The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40:81–102.
- Sorte C.J.B., Williams S.L., Zerebecki R.A. (2010) Ocean warming increases threat of invasive species in a marine fouling community. *Ecology* 91:2198–2204.
- Stachowicz J.J., Whitlatch R.B., Osman R.W. (1999) Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem. *Science* 286:1577–1579.
- Standing J.D. (1976) Fouling community structure: effects of the hydroid, *Obelia dichotoma*, on larval recruitment. In: Mackie, G.O., editor, *Coelenterate Ecology and Behavior* Plenum Press, New York. pp154-164 .
- Sutherland J.P., Karlson R.H. (1977) Development and stability of the fouling community at Beaufort, North Carolina. *Ecological Monographs* 47:425–446.
- Tilman D. (2004) Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101:10854–61.
- Trygonis V., Sini M. (2012) PhotoQuad: A dedicated seabed image processing software, and a comparative error analysis of four photoquadrat methods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 424–425:99–108.
- Walther M., Ulrich R., Kroiher M., Berking S. (1996) Metamorphosis and pattern formation in *Hydractinia echinata*, a colonial hydroid. *The International Journal of Developmental Biology* 40:313–22.
- Watson D.I., O’Riordan R.M., Barnes D.K.A., Cross T. (2005) Temporal and spatial variability in the recruitment of barnacles and the local dominance of *Elminius modestus* Darwin in SW Ireland. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 63:119–131.

- Weis V.M., Keene D.R., Buss L.W. (1985) Biology of Hydractiniid hydroids. 4. Ultrastructure of the planula of *Hydractinia echinata*. Biological Bulletin 168:403–418.
- Yund P.O., Cunningham C.W., Buss L.W. (1987) Recruitment and postrecruitment interactions in a colonial hydroid. Ecology 68:971–982.

Capítulo 2: Resistência biótica ao longo da sucessão da comunidade contra *Podocoryna loyola* (Cnidaria: Hydrozoa), um hidroide introduzido na Baía de Paranaguá, Sul do Brasil.

RESUMO

Podocoryna loyola é um hidrozoário colonial que tem sido encontrado exclusivamente em substratos artificiais nos estuários do Sul do Brasil, onde provavelmente foi introduzido por meio do transporte marítimo intercontinental. Estudos prévios demonstram que o recrutamento da espécie é limitado em comunidades incrustantes em desenvolvimento. Todavia, nas comunidades em sucessão foram registradas coberturas dominantes do hidroide. Por isso, destaca-se a importância do estudo da capacidade de resistência da comunidade em diferentes estágios sucessionais, bem como dos possíveis efeitos de *P. loyola* sobre a composição e estrutura da comunidade. O objetivo deste estudo foi avaliar o desenvolvimento de uma comunidade incrustante, com e sem a presença do hidroide ao longo do processo de sucessão. Tratamentos pareados de placas experimentais (sem *P. loyola* X controle com *P. loyola*) foram submersos por 24 meses na foz do Rio Itiberê, Baía de Paranaguá, Paraná. A cobertura do hidroide e a riqueza, composição e cobertura das espécies da comunidade foram semelhantes entre os tratamentos. A cobertura do morfotipo Camapanulariidae, somente, foi menor nas placas com *P. loyola* do que nas sem *P. loyola*, indicando, provavelmente, a inapropriação da superfície de *P. loyola* ao assentamento e crescimento daquele morfotipo. Devido a pequena diferença de cobertura de *P. loyola* entre os tratamentos, não se obteve uma inferência fiel da capacidade da comunidade resistir ao hidroide e aos seus possíveis efeitos negativos. Além disso, a resistência da comunidade pode ter sido fortemente regulada pelas variações sazonais, que forneceram nichos apropriados a colonização de *P. loyola*. Mas, a dificuldade de eliminação de *P. loyola* dos substratos, mesmo com um esforço quinzenal, indica que a comunidade representa uma barreira fraca contra a espécie, que demonstrou grande eficácia na ocupação de espaço.

Palavras-chave: espécie não-nativa, bioinvasão, sazonalidade, nicho temporal

ABSTRACT

Podocoryna loyola is a colonial hydrozoan that has been found exclusively on artificial substrates in the estuaries of southern Brazil, where it was probably introduced through intercontinental transport. Previous studies have shown that recruitment of the species is limited in developing fouling communities. However, in the communities in succession dominating hydroid coverages were registered. Therefore, highlight the importance of study the capacity for resistance of the community in different successional stages, as well as the possible effects of *P. loyola* on the composition and structure of the community. The objective of this study was to evaluate the development of a fouling community, with and without the presence of hydroid throughout the process of succession. Paired treatments of experimental plates (without *P. loyola* X control with *P. loyola*) were submerged for 24 months at the mouth of Itiberê River, Paranaguá Bay, Paraná. Hydroid coverage and richness, composition, and coverage of community species were compared among treatments resulting in few differences. The cover of the Camapanulariidae morphotype, only, was smaller in plates with *P. loyola* than in plates without *P. loyola*, probably indicating the inappropriateness of the *P. loyola* surface to the settlement and growth of that morphotype. Due to the small difference in coverage of *P. loyola* among the treatments, a reliable inference was not obtained of the community's ability to resist the hydroid and its possible negative effects. In addition, community resistance may have been strongly regulated by seasonal variations, which provided appropriate niches for colonization of *P. loyola*. However, the difficulty in eliminating *P. loyola* from the substrates, even with a biweekly effort, indicates that the community represents a weak barrier against the species, which demonstrated great effectiveness in the occupation of space.

Keywords: non-native species, bioinvasion, seasonality, temporal niche

INTRODUÇÃO

A bioinvasão pode ser definida pela expansão geográfica de espécies para áreas além daquelas relacionadas às suas histórias evolutivas prévias (Vermeij 1996; Blakeslee *et al.* 2011) e resulta das atividades humanas nos ecossistemas. As espécies que se estabelecem em regiões além das previstas pelos seus padrões naturais de migração e dispersão, se tornam, reconhecidamente, uma ameaça à

singularidade biológica dos ecossistemas oceânicos e costeiros. Além da homogeneização da biota mundial (Olden *et al.* 2004), a presença de espécies em locais onde previamente não ocorriam pode acarretar a perda de biodiversidade nativa (Grosholz *et al.* 2000; Nalepa *et al.* 2009) e alterações nos processos ecológicos das comunidades locais (Kimmerer *et al.* 1994; Ruiz *et al.* 1997; Eastwood *et al.* 2007).

O hidroide *Podocoryna loyola* foi encontrado pela primeira vez em placas experimentais de estudos de comunidades incrustantes, instaladas na Foz do Rio Itiberê, no interior da Baía de Paranaguá, Paraná (Haddad *et al.* 2014). O hidroide foi considerado como introduzido na região pois, cumpre vários dos requisitos propostos por Chapan & Carlton (1991) para atribuir o status exótico a uma espécie.

Espécies exóticas se caracterizam pela capacidade de se adaptar aos novos ambientes e se tornarem competidoras bem-sucedidas contra as espécies nativas (Caro *et al.* 2011). Seja por características endógenas como recrutamento eficaz, alta fecundidade e rápido crescimento (Sakai *et al.* 2001), ou por vantagens em relação às espécies nativas no novo habitat, como ausência de predadores (Colautti *et al.* 2004) e maior tolerância abiótica (Byers 2002; Crooks & Rilov 2009). Numa revisão sobre invasões marinhas, Byers (2009) concluiu que a competição entre espécies nativas e exóticas é frequente e geralmente acarreta efeitos negativos para a comunidade receptora.

A resistência biótica é o processo pelo qual a comunidade elimina ou reduz o sucesso de espécies invasoras (Elton 1958) e a competição entre espécies do mesmo nível trófico é considerada a interação mais frequente envolvida no processo de resistência de comunidades invadidas (Olyarnik *et al.* 2009). No contexto da competição, as comunidades apresentam recursos limitados e são fortemente estruturadas pela competição interespecífica e pela partição de recursos. Se o organismo introduzido é capaz de se desenvolver utilizando níveis de recursos diferentes daqueles requeridos pelas espécies nativas, a probabilidade de invasão bem sucedida é maior (Tilman 2004).

Deve-se considerar, contudo, que as interações bióticas são processos complexos, dependentes da identidade das espécies envolvidas, do contexto ambiental, da escala temporal e com intrincados efeitos diretos e indiretos (Maughan & Barnes 2000; Krasso *et al.* 2008; Edwards & Stachowicz 2012; Gestoso *et al.* 2014). Assim, há casos de espécies exóticas que exercem efeitos positivos na comunidade invadida (Rodriguez 2006), até aumentando a diversidade pela

facilitação de outras espécies exóticas (Simberloff & Von Holle 1999), ou cuja presença é neutra (Kremer & Rocha 2011; Altvater & Coutinho 2015). As interações no tempo e no espaço indicarão a representatividade e a interferência da espécie na comunidade invadida.

A identificação das características que garantem a formação de populações invasoras e a capacidade de interferência na nova comunidade é restrita às especificidades de cada táxon combinadas às propriedades ambientais de cada local (Robinson *et al.* 2017). Diante dos diferentes resultados dos encontros entre nativos e invasores, este trabalho propõe avaliar o desenvolvimento de uma comunidade de invertebrados marinhos incrustantes invadida pelo hidrozoário *Podocoryna loyola* Haddad, Bettim, & Miglietta, 2014. A forma polipoide bêntica dessa espécie ocorre em estuários da região sul do Brasil, exclusivamente sobre substratos artificiais (Altvater 2009; Luz 2012; Cabral 2013; Felipe 2016). Mesmo sendo conhecida somente em regiões próximas de onde foi descrita (Baía de Paranaguá, Paraná), uma série de evidências sugere que a espécie seja exótica na Baía de Paranaguá (Haddad *et al.* 2014).

Estudos na foz do Rio Itiberê, Baía de Paranaguá sugerem que na etapa de recrutamento, a comunidade incrustante aparentemente é capaz de limitar a abundância de *P. loyola* (capítulo 1). No entanto, Altvater (2009) durante o processo de sucessão, registrou abundâncias elevadas e domínio da espécie (citada como *Hydractinia minuta*) durante os meses mais frios do ano (junho a agosto). Ao estudar o caráter temporal das invasões biológicas, Clark & Johnston (2011) sugeriram que o papel de alguns fatores pode mudar ao longo do processo de invasão e que a colonização e a persistência dos organismos exóticos em uma comunidade são controladas por processos distintos. Desse modo, destaca-se a importância de se estudar os efeitos de *P. loyola* no processo sucessional da comunidade.

Organismos coloniais, como *P. loyola*, frequentemente têm ampla capacidade competitiva e de ocupação do substrato, pois contam com taxas de crescimento mais rápidas ao longo do tempo, além da capacidade de sobreposição e de deslocamento de outras espécies devido ao crescimento lateral das colônias (Jackson 1977; Osman & Whitlatch 2007; Dias *et al.* 2008).

Hidroides de águas rasas têm padrões oportunistas na colonização dos substratos, caracterizados pelo pioneirismo e taxas altas de recrutamento sobre espaços disponíveis (Migotto *et al.* 2001). Já *P. loyola* é uma exceção a esse padrão, pois parece necessitar de facilitação para o recrutamento e apresenta baixo

número de recrutas (capítulo 1; Altvater 2009; Bettim 2013). *Hydractinia echinata* (Fleming, 1828), espécie filogeneticamente próxima à *P. loyola*, foi acompanhada durante a sucessão de uma comunidade incrustante na Carolina do Norte. Assim como para *P. loyola*, foram registradas baixas taxas de recrutamento associadas à ineficiência na colonização de substratos previamente ocupados (Sutherland & Karlson 1977, capítulo 1). A questão alarmante reportada pelos autores é que esse conjunto de características parece ser comum a organismos que inibem o recrutamento e crescimento de outras espécies.

Supondo a capacidade de *P. loyola* causar modificações na comunidade quando em grande abundância e a incapacidade da comunidade resistir à expansão da espécie, o objetivo do trabalho foi avaliar o desenvolvimento da comunidade incrustante da foz do Rio Itiberê, Baía de Paranaguá, com e sem a presença do hidroide. A hipótese de trabalho foi: se a comunidade exerce resistência ao desenvolvimento de *P. loyola*, então a riqueza e a abundância relativa das espécies serão similares entre comunidades que se desenvolveram com e sem presença do hidroide.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo e local dos experimentos

A Baía de Paranaguá integra um grande complexo estuarino localizado na planície litorânea do Estado do Paraná, região sul do Brasil. A salinidade varia de 12 a 29 no verão e de 20 a 34 no inverno e a temperatura da água oscila entre 23° a 30°C no verão e de 18° a 25°C no inverno (Lana *et al.* 2001).

Os experimentos foram realizados na marina do late Clube de Paranaguá (25°30'54.73" S, 48°30'1.04" O), situado na foz do Rio Itiberê, que banha a cidade de Paranaguá (Figura 1, capítulo 1). O rio Itiberê recebe descargas de efluentes, em grande parte, sem tratamento, do município de Paranaguá. A região apresenta altas concentrações de indicadores orgânicos tais como coliformes fecais na coluna de água (Kolm *et al.* 2002) e os esteroides fecais no sedimento (Martins *et al.* 2010, 2011). Além disso, o rio Itiberê sofre impacto das atividades portuárias devido a proximidade ao Porto de Paranaguá.

Desenho e Procedimentos Experimentais

Em maio de 2011, dezesseis placas de polietileno negro (12 X 12 cm) foram distribuídas em quatro estruturas retangulares de 80 cm X 30 cm, feitas com tubos de PVC (Figura 2, capítulo 1). Uma das faces das placas foi lixada e identificada para análise. O uso de substrato negro e com textura visou maximizar a colonização por organismos (Dobretsov *et al.* 2013). As estruturas foram amarradas por cordas aos flutuadores do late Clube a aproximadamente 1 m de profundidade. A fixação das placas e das estruturas nos píeres foi realizada de modo que os substratos ficassem em posição vertical. As placas distavam 12 cm entre si para minimizar a interferência entre os tratamentos realizados.

As placas permaneceram submersas até maio de 2013, totalizando 24 meses de experimento. Em uma frequência quinzenal, cada conjunto de oito placas era submetido a dois diferentes tratamentos, conforme descrito a seguir:

1) Com *P. loyola* (comPL; controle): duas placas de cada estrutura experimental, totalizando oito placas, eram retiradas da água e fotografadas para o registro da riqueza e da porcentagem de cobertura dos invertebrados incrustantes, bem como das colônias de *P. loyola*.

2) Sem *P. loyola* (semPL): outras duas placas de cada estrutura experimental, oito ao todo, eram retiradas da água e também fotografadas para o registro da riqueza e da porcentagem de cobertura dos invertebrados. Após a fotografia, as colônias de *P. loyola* eram removidas das placas através de raspagem com espátulas e escovas.

As fotografias e a retirada das colônias eram realizadas em bandejas para imersão das placas em água do mar. Durante esses procedimentos, as réplicas eram mantidas em baldes com água do local e aeração. Após a manipulação, as placas de cada tratamento foram novamente fixadas nas respectivas estruturas experimentais (Figura 2, capítulo 1).

A edição e a padronização da área das fotografias (144 cm²), assim como a estimativa das variáveis analisadas, foram realizadas no programa *photoQuad* 1.2 (Trygonis & Sini 2012), através da delimitação de uma área de 100 cm² para análise - evitando as áreas de borda - e da sobreposição de 324 pontos igualmente distribuídos (Figura 1). Devido a perda de réplicas ao longo do experimento, as análises foram realizadas para apenas cinco réplicas, de cada tratamento, em todos os períodos.



Figura 1. Layout do programa *photoQuad* que ilustra a área de análise de 100 cm² (quadrado vermelho) e sobreposição dos 324 pontos (números e cruzes amarelas) para a estimativa das variáveis nos tratamentos comPL e semPL.

Análise dos Dados

A análise da normalidade e da homeocedasticidade dos dados de porcentagem de cobertura, pelos testes de Shapiro-Wilk e de Bartlett, respectivamente, resultou em distribuição não normal e variâncias heterogêneas, mesmo após as transformações adequadas. Por esse motivo, as diferenças entre os valores de cobertura de *P. loyola* nas placas comPL e semPL, ao longo do tempo do experimento, foram avaliadas pelo teste de Friedman. O intervalo de tempo de 300 a 375 dias foi analisado em separado para melhor acurácia. Nesse intervalo, os dados de cobertura de *P. loyola* nas placas atenderam à premissa de homeocedasticidade, por isso, foram comparados por ANOVA de medidas repetidas.

A riqueza específica (S) da comunidade de ambos os tratamentos foi calculada para todos os períodos amostrais e, como apresentou variâncias homeocedásticas, foi comparada ao longo do tempo total e no intervalo de 300 a 375 dias, através de ANOVA de medidas repetidas.

O teste *a posteriori* de Tukey foi aplicado a fim de identificar as diferenças apontadas nas análises de variância. Os dados coletados aos 240 dias e 390 dias após o aparecimento de *P. loyola* foram excluídos das análises, porque algumas placas não foram fotografadas nesses períodos.

A análise de Variância Multivariada Permutacional (PERMANOVA) foi aplicada aos dados de cobertura dos organismos, sedimento e áreas vazias, a fim de testar as variações entre as comunidades dos tratamentos comPL e semPL e entre os intervalos de tempo. O índice de similaridade de Bray Curtis foi aplicado aos dados de cobertura, transformados em raiz quadrada. O desenho amostral considerou os fatores tratamentos e dias, fixos e ortogonais entre si. Os testes *a posteriori* PERMANOVA *pairwise* foram aplicados entre os fatores que resultaram em diferenças significativas ($p < 0,05$). A aplicação da análise Canônica de Coordenadas Principais (CAP) permitiu a visualização das tendências de variação das comunidades. Para melhor visualização, a CAP entre os tratamentos foi realizada com os dias agrupados, em períodos de cinco e seis meses. O uso de correlações de Spearman na análise CAP determinou as principais espécies (vetores) responsáveis pelos agrupamentos (espécies que apresentaram correlação acima de 0,45 foram consideradas).

As variações da porcentagem de cobertura das espécies mais abundantes (cobertura média maior ou igual a 5%, em pelo menos um dos períodos amostrais) foram analisadas pela ANOVA de medidas repetidas para detectar diferenças significativas entre os tratamentos ao longo do tempo de submersão. Uma vez que o objetivo da análise é verificar a influência de *P. loyola* na abundância das demais espécies da comunidade incrustante, para cada período da análise, foram selecionadas somente as placas comPL e semPL que foram colonizadas simultaneamente pelas espécies. Esse procedimento visou distinguir a falta de colonização das espécies devido à ausência de suas larvas no ambiente, naquele momento, da falta de colonização devido à presença prévia de *P. loyola*. A simultaneidade de ocorrência das espécies mais abundantes e de *P. loyola* foi testada pelo coeficiente de correlação de Spearman. As porcentagens de cobertura de *P. loyola* foram usadas como variáveis preditoras e as porcentagens de cobertura dos demais invertebrados foram usadas como resposta. Os testes de Friedman e correlações de Spearman foram realizados no programa R versão 3.1.1., as análises de variância de medidas repetidas e os testes *a posteriori*, no software Statistica versão 7.0., a estimativa da riqueza específica e as análises de PERMANOVA e CAP, no pacote estatístico PRIMER 6.0 & PERMANOVA+. O nível de significância estabelecido foi $\alpha=0,05$.

RESULTADOS

As placas comPL e semPL foram colonizadas por um total de 33 táxons, 23 comuns aos dois tratamentos desconsiderando-se *P. loyola*. Três morfotipos de alga, o hidrozoário *Hydractinia* sp., o cirripédio *Megabalanus coccopoma* (Darwin, 1854), os briozoários *Bugula neritina* (Linnaeus, 1758) e *B. stolonifera* (Ryland, 1960), um Entoprocta, a ascídia *Molgula salvadori* Monniot C., 1970 e uma ascídia colonial ocorreram somente nas placas comPL. O hidroide *Ectopleura crocea* (Agassiz, 1862) ocorreu somente nas placas semPL. Essas ocorrências exclusivas foram, todavia, esporádicas (Tabela 1).

Podocoryna loyola colonizou as placas a partir do quarto mês de submersão, na primeira quinzena de setembro 2011. No período todo, o hidroide ocorreu em 41% das placas comPL e em 40% das placas semPL, com uma cobertura média total de $24,0 \pm 35\%$ e $22,5 \pm 37,5\%$, respectivamente (Figura 2). A cobertura média máxima de *P. loyola* foi de 56% nas placas comPL, 345 dias após seu aparecimento (agosto 2012), e de 50% nas semPL, após 240 dias (maio 2012, Figura 2). Considerando todo o período experimental, a cobertura média de *P. loyola* não diferiu entre os tratamentos ($Z = -0,3336$, $p > 0,05$), nem na interação entre o tempo de submersão e os tratamentos ($\max T = 3,538$, $p > 0,05$; Figura 2). Todavia, é possível observar na Figura 2, que a cobertura do hidroide foi crescente ao longo de aproximadamente 345 a 375 dias de colonização. Após este período, a cobertura reduziu-se drasticamente e, em seguida, voltou a aumentar gradualmente até o final do experimento (615 dias após o aparecimento de *P. loyola*; Figura 2). As menores coberturas de *P. loyola* corresponderam ao período de primavera/verão e os picos de cobertura, ao outono/inverno (Figura 2). Verifica-se também que, no intervalo de 300 a 375 dias de ocorrência do hidroide, sua cobertura nas placas semPL foi significativamente menor do que nas placas comPL (Figura 2, Tabela 2).

Tabela 1. Lista de espécies registradas nas placas instaladas na foz do Rio Itiberê. Porcentagem de cobertura média e desvio padrão nas placas comPL e semPL. x = espécies presentes nas placas, mas com cobertura média inferior a 5%. (n=5)

Espécies	comPL	semPL
ALGAE		
Algae sp. 1	x	x
Algae sp. 2	x	-
Algae sp. 3	x	-
Algae sp. 4	x	-
PORIFERA		
Porifera sp. 1	12,0±22,0	20,0±24,0
Porifera sp. 2	5,0±13,0	5,0±12,0
Porifera sp. 3	x	x
Porifera sp. 4	x	x
CNIDARIA		
Classe Hydrozoa		
Família Campanulariidae		
Campanulariidae	21,5±28,0	20,0±28,0
Família Bougainvilliidae		
Bougainvilliidae	x	x
Família Eudendriidae		
Eudendrium carneum Clarke, 1882	x	x
Família Tubulariidae		
Ectopleura crocea (Agassiz, 1862)	-	x
Família Hydractiniidae		
Hydractinia sp.	x	-
Classe Anthozoa		
Ordem Actiniaria		
Família Diadumenidae		
Diadumene paranaensis Beneti et al. 2015	x	x
Ordem Alcyonacea		
Família Clavulariidae		
Stragulum bicolor van Ofwegen & Haddad, 2011	x	x
ANNELIDA		
Classe Polychaeta		
Polychaeta sp. 1 (tubo calcário)	x	x
Polychaeta sp. 2 (tubo arenoso)	x	x
MOLLUSCA		
Classe Bivalvia		
Família Mytilidae		
Mytilidae	x	x
Família Ostreidae		
Ostreidae	x	x

Tabela 1. continuação

Espécies	comPL	semPL
CRUSTACEA		
Infraclasse Cirripedia		
<i>Megabalanus coccopoma</i> (Darwin, 1854)	x	-
<i>Cirripedia</i> sp.	x	x
Ordem Amphipoda		
<i>Amphipoda</i> (tubo pergaminoso)	x	x
BRYOZOA		
<i>Bryozoa</i> n.i.	x	x
<i>Ctenostomata</i>	x	x
Classe Gymnolaemata		
Família Electridae		
<i>Electridae</i> sp.	x	x
Família Bugulidae		
<i>Bugula neritina</i> (Linnaeus, 1758)	x	-
<i>Bugulina stolonifera</i> (Ryland, 1960)	x	-
Família Bictectiporidae		
<i>Hippoporina indica</i> Pillai, 1978	12,5±18,0	8,5±14,0
Família Sinoflustridae		
<i>Sinoflustra annae</i> (Osburn, 1953)	x	x
ENTROPOCTA		
<i>Entoprocta</i> sp.	x	-
CHORDATA		
Classe Ascidiacea		
<i>Ascidia colonial</i> n.i.	x	-
<i>Ascidia solitária</i> n.i.	x	x
Ordem Aplousobranchia		
Família Didemnidae		
<i>Diplosoma</i> sp.	x	x
Ordem Stolidobranchia		
Família Molgulidae		
<i>Molgula salvadori</i> Monniot C., 1970	x	-

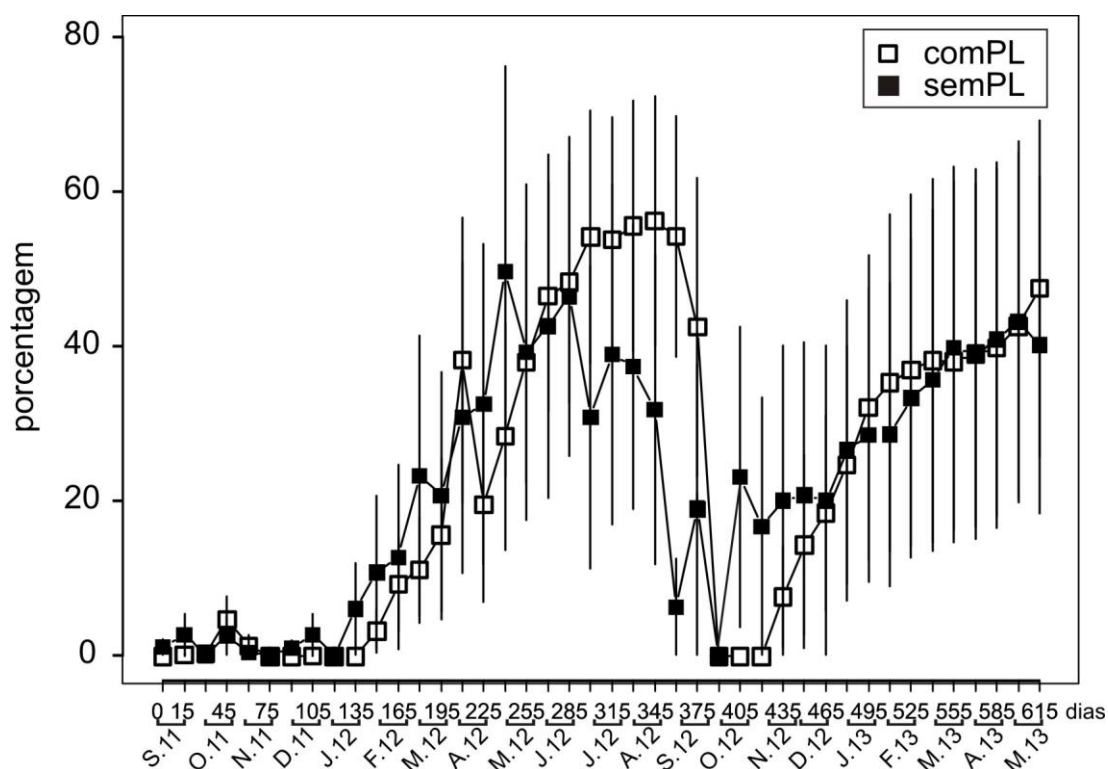


Figura 2. Porcentagem de cobertura média e desvio padrão de *P. loyola* nas placas comPL e semPL, antes da retirada das colônias em cada período. O mês e o ano correspondente aos períodos quinzenais estão indicados abaixo das chaves, no eixo X. (n=5)

Tabela 2. ANOVA de medidas repetidas da cobertura média de *P. loyola*, no intervalo de 300 a 375 dias, entre os tratamentos comPL e semPL, na interação dos tratamentos como tempo e ao longo do tempo. * = diferença significativa ($p < 0,05$); n.s. = não significativo ($p > 0,05$)

	G.L.	F	p
tratamentos	1	11,1205	*
tratamentos X tempo	5	0,3877	n.s.
resíduo	24		
tempo	5	0,2650	n.s.
resíduo	24		

A riqueza de espécies por placa variou de um a oito táxons durante o experimento e a riqueza média total foi de quatro táxons, em ambos os tratamentos. A riqueza não diferiu entre os tratamentos e na interação deles com o tempo (Figura 3, Tabela 3), havendo diferenças significativas no fator tempo de sucessão (Figura 3, Tabela 3). A riqueza foi significativamente maior até aproximadamente 75 dias após o aparecimento de *P. loyola*. Seguiu-se uma redução gradual e significativa até 420 dias, voltando, na sequência, à valores intermediários. No intervalo de 300 a 315

dias não foram encontradas diferenças significativas para a riqueza específica (Tabela 3).

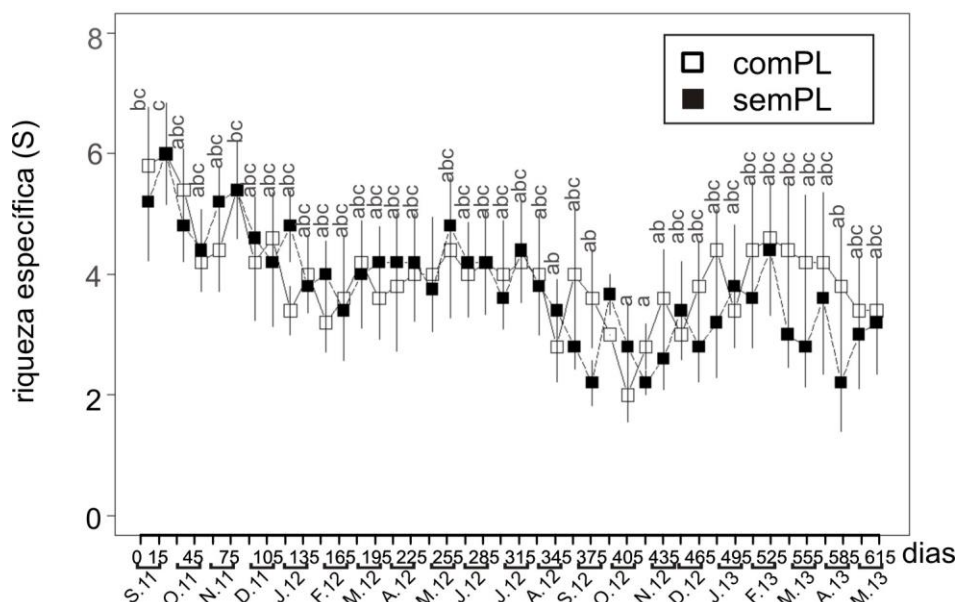


Figura 3. Riqueza específica média e desvio padrão da nas placas comPL e semPL, antes da retirada das colônias de *P. loyola* em cada período. O mês e o ano correspondente aos períodos quinzenais estão indicados abaixo das chaves, no eixo X. As letras indicam diferenças significativas ($p < 0,05$) no período total (0 a 615 dias).

Tabela 3. ANOVA de medidas repetidas da riqueza específica, no período total e no intervalo de 300 a 375 dias entre as placas comPL e semPL, na interação dos tratamentos como tempo e ao longo do tempo. * = diferença significativa ($p < 0,05$)

		G.L.	F	p
Riqueza específica (período total)	tratamentos	1	1,250	n.s.
	tratamentos X tempo	39	0,402	n.s.
	resíduo	160		
	tempo	39	2,162	*
	resíduo	160		
Riqueza específica (300 a 375 dias)	tratamentos	1	0,9600	n.s.
	tratamentos X tempo	5	0,6080	n.s.
	resíduo	24		
	tempo	5	1,1000	n.s.
	resíduo	24		

A análise de PERMANOVA resultou em diferenças significativas entre as comunidades dos tratamentos comPL e semPL e entre os dias de experimento, mas não na interação entre tratamentos e dias, indicando que as diferenças entre os

tratamentos são independentes da escala temporal analisada (Tabela 4). Quanto aos dias, o teste PERMANOVA *pairwise* evidenciou que a comunidade diferiu principalmente entre as quinzenas dos primeiros sete meses de experimento, até 180 dias. Após esse período, houve poucas diferenças entre as quinzenas amostradas (Anexo 1; Tabela 1). Na CAP, a correlação canônica dos eixos foi de $\delta_1 = 0,83$ e $\delta_2 = 0,58$. A análise não resultou em uma diferenciação evidente entre os tratamentos, mas, associada ao eixo 1, mostra uma separação relativa da comunidade dos primeiros 11 meses de experimento (até 315 dias) em relação à comunidade dos 10 meses seguintes (a partir de 330 dias; Figura 4). Até 315 dias de experimento, a comunidade foi caracterizada pela cobertura do briozoário *H. indica* e dos morfotipos Porifera sp.1. e Porifera sp. 2. Dos 330 dias ao final do experimento, a cobertura de Campanulariidae e de sedimento caracterizou a comunidade (Figura 4 e 5).

Tabela 4. PERMANOVA da cobertura dos táxons, sedimento e espaço vazios, com base na similaridade de Bray-Curtis (999 permutações). * diferença significativa ($p < 0,05$), n.s. = diferença não significativa.

Fatores	gl	MS	Pseudo-F	p (perm)
Tratamentos	1	22163	10,446	*
Dias	39	8855,2	4,1735	*
Tratamentos x Dias	39	848,47	0,39989	n.s.
Resíduo	320	2121,7		
Total	399			

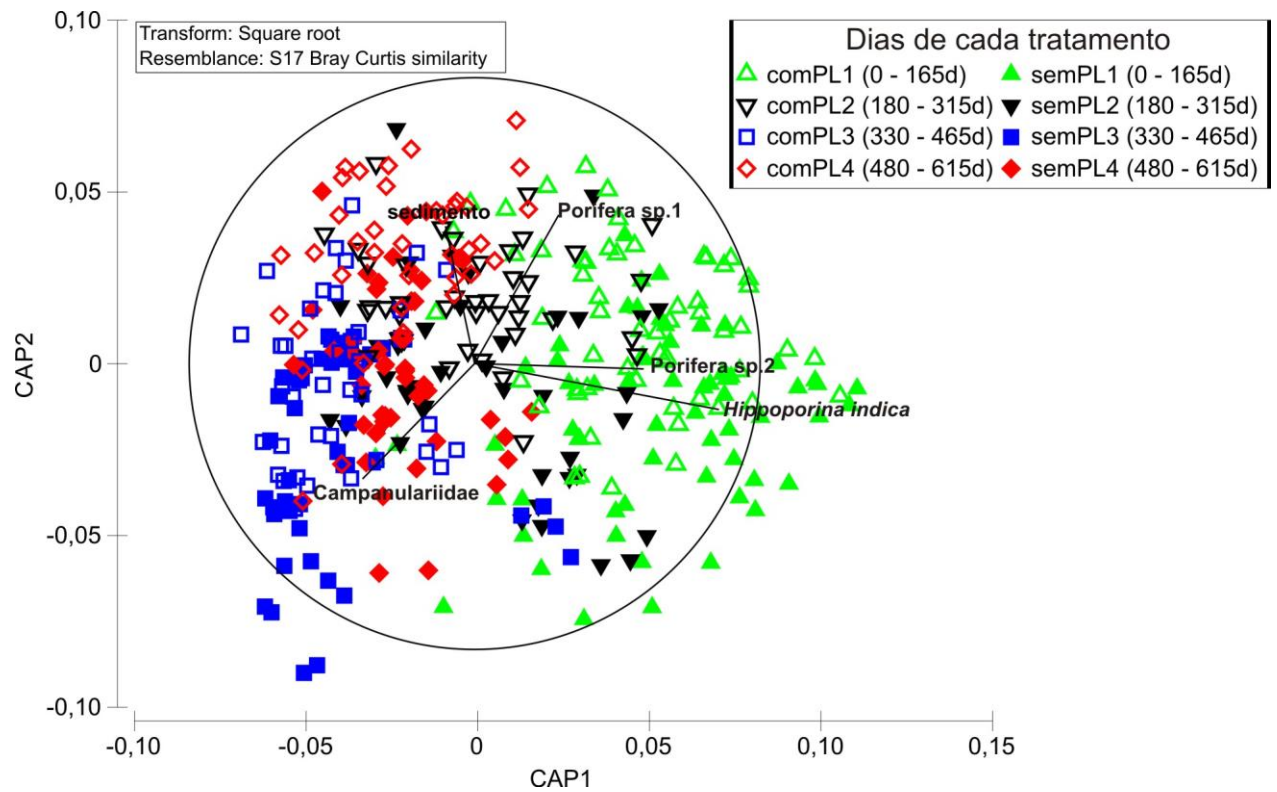


Figura 4. Análise canônica de coordenadas principais (CAP) com os táxons que contribuíram para as diferenças entre os tratamentos e os dias (foram selecionados os táxons que apresentaram correlação de Spearman acima de 0,45). Os dias estão separados em períodos de seis meses (comPL1 e semPL1) e cinco meses (comPL2,3,4 e semPL2,3,4) para melhor visualização.

Considerando o intervalo de tempo em que a cobertura de *P. loyola* nas placas semPL foi inferior à cobertura nas placas comPL (300 a 375 dias após a colonização de *P. loyola*), é possível concluir que, dentre as espécies mais abundantes, somente o morfotipo Campanulariidae foi afetado negativamente pela presença do hidroide ($F = 15,2314$; g.l. = 1; $p < 0,05$). Para os demais invertebrados abundantes, a colonização simultânea das placas comPL e semPL, no período de 300 a 375 dias após o aparecimento de *P. loyola*, foi pouco frequente (Anexo 1; Tabela 2). O morfotipo Campanulariidae apresentou menor cobertura nas placas comPL em 73% dos pares analisados (foram comparadas 22 placas comPL contra 22 placas semPL, no intervalo de 300 a 375 dias). As correlações negativas entre a porcentagem de cobertura de Campanulariidae e de *P. loyola*, nas placas comPL,

corroboram esse resultado ($p = -0,9$ $p < 0,05$). Nas placas comPL, a porcentagem de cobertura média de Campanulariidae foi de $28 \pm 20\%$ contra $57 \pm 30\%$ ($p < 0,05$) nas placas com remoção de *P. loyola* (Figura 4).

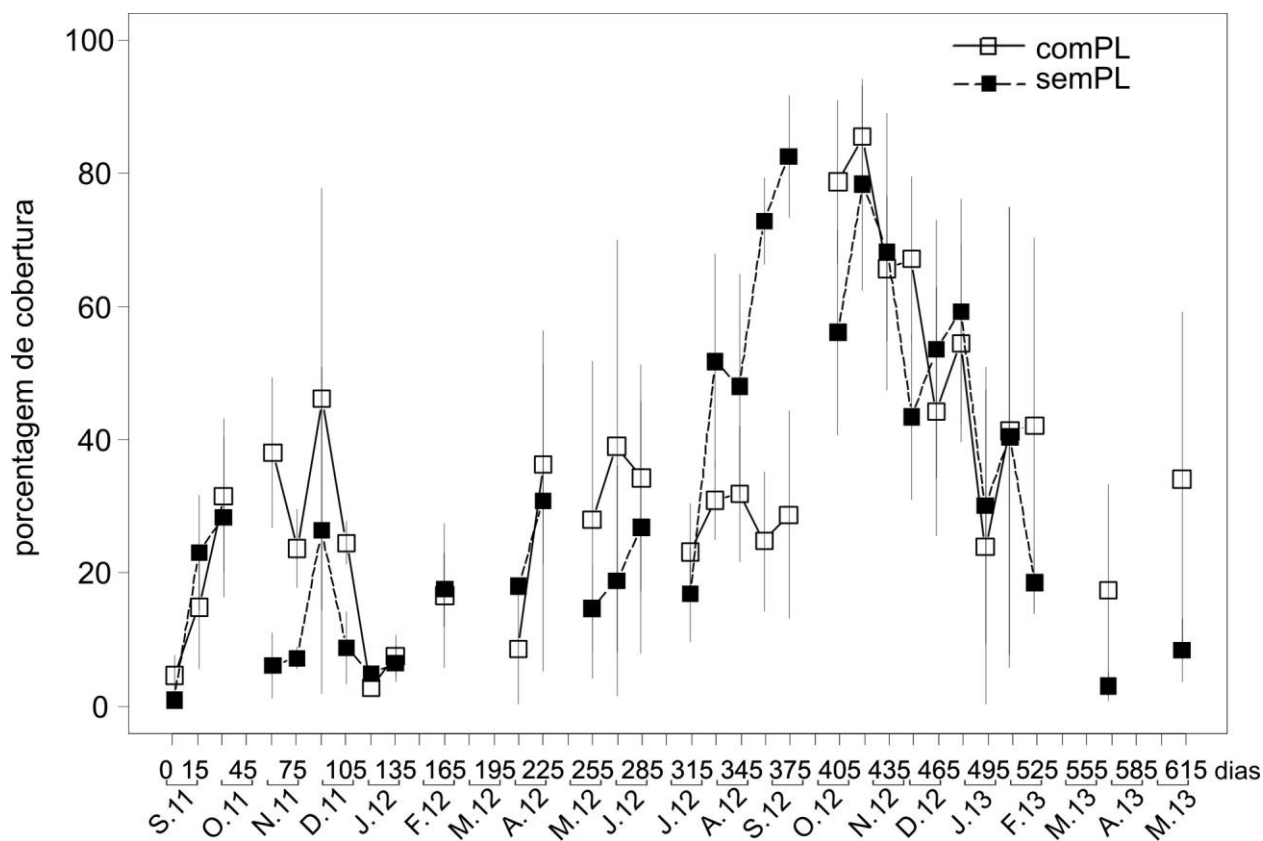


Figura 4. Porcentagem de cobertura média e desvio padrão do morfotipo Campanulariidae em placas comPL e semPL. Somente os períodos em que houve colonização simultânea das placas comPL e semPL foram mostrados. O mês e o ano correspondente aos períodos quinzenais estão indicados abaixo das chaves, no eixo X.

DISCUSSÃO

A riqueza e a abundância de espécies não diferiram entre as comunidades dos tratamentos avaliados no estudo. Todavia, esses resultados não são consequência da resistência da comunidade incrustante da foz do rio Itiberê ao estabelecimento *P. loyola*, haja vista que sua cobertura, ao longo do tempo, foi crescente no tratamento em que a espécie permanecia na comunidade (comPL; Figura 2). Mesmo nos tratamentos quinzenais de remoção da espécie (placas semPL), a comunidade não foi capaz de impedir sua recolonização resultando na semelhança de cobertura do hidroide entre os tratamentos, na maioria dos períodos analisados (Figuras 2, 3 e 4).

Em uma comunidade incapaz de resistir ao crescimento de *P. loyola*, como a do tratamento comPL, a expectativa era de pequeno número e abundância de espécies na composição da comunidade. Dois mecanismos concomitantes eram previstos: restrição ao recrutamento por inadequação da superfície do hidroide ao assentamento larval e eliminação de espécies competidoras inferiores pela sobreposição das colônias (como observado em estudos com outras espécies de Hydractiniidae; Sutherland & Karlson 1977; Cerrano *et al.* 2001). No período total de estudo, o tratamento comPL apresentou dez espécies/morfortipos exclusivos, que, entretanto não podem ser relacionados à presença de *P. loyola* ou a ausência de manipulação das placas, pois suas coberturas foram baixas e as ocorrências esporádicas (Tabela 1). No tratamento semPL, era esperada maior riqueza de espécies, todavia, somente o hidroide *E. crocea* foi registrado exclusivamente nesse tratamento. Sua ocorrência, entretanto, não pode ser claramente atribuída à menor cobertura de *P. loyola* na comunidade semPL, em relação ao tratamento comPL, em alguns períodos, pois sua ocupação também foi esporádica e a área de cobertura muito pequena (Tabela 1).

Se a comunidade, alternativamente, exercesse resistência à *P. loyola* nos tratamentos comPL, maior número e abundância de espécies seriam registrados nas comunidades semPL, pois o hidroide poderia exercer competição indireta por pré-ocupação do substrato (Connolly & Muko 2003; Kang *et al.* 2005), logo, a retirada da espécie resultaria na abertura de espaços para colonização. Todavia, o espaço disponibilizado na remoção de *P. loyola* foi ocupado pelo próprio hidroide, aumentando sua cobertura nas placas semPL. Esse fato apoia a teoria de que a incidência de impactos (como predação, *stress* mecânico) que alterem os recursos disponíveis em uma comunidade são importantes mediadores da vulnerabilidade das comunidades à invasão (Davis *et al.* 2000).

Uma vez que nos intervalos de remoção subsequentes, as colônias de *P. loyola* se desenvolveram no mesmo local ocupado previamente, é mais provável que a recolonização foi resultado do crescimento dos fragmentos das colônias, que não foram totalmente eliminados, do que de novos recrutamentos. O crescimento rápido dos hidractíneos em manchas abertas no substrato (15 dias para reocupar até 60% das placas) é uma característica comum entre organismos coloniais de crescimento indeterminado (Jackson 1977) e está associada ao sucesso de invasores em um novo ambiente (Rius *et al.* 2014).

A variação sazonal observada na cobertura de *P. loyola*, com picos no outono-inverno, corrobora outro estudo de sucessão realizado na foz do rio Itiberê (Altwater 2009). O padrão observado ao longo de 24 meses, com queda brusca na cobertura após 12 meses (setembro 2012; Figura 2), sugere que o tempo de vida das colônias é de um ano. A ocorrência de recrutamentos em setembro e novembro 2012 suportam essa afirmação (capítulo 1) e explicam a elevação na cobertura de *P. loyola* nos últimos 12 meses de experimento. O período de declínio na cobertura do hidroide foi antecipado no tratamento semPL (a partir de julho 2012) em relação ao comPL, indicando que no início do inverno as colônias foram mais sensíveis à remoção e cresceram menos. Nesse intervalo de quase três meses (300 a 375 dias), foram registradas diferenças significativas na cobertura de *P. loyola* entre os tratamentos (Tabela 2).

As variações de riqueza de espécies, observadas ao longo do tempo, refletem a flutuação sazonal de *P. loyola* (Figuras 2-3; Tabela 3): nos picos de cobertura do hidroide (maiores de 50% em junho, julho e agosto 2012) houve redução na riqueza, o que sugere uma influência negativa do hidroide sobre a comunidade. Recentemente, destacou-se a importância de agregar o fator sazonal aos mecanismos de resistência biótica contra organismos não-nativos. As mudanças sazonais nas condições ambientais influenciam as interações biológicas e podem regular a resistência biótica das comunidades, pois podem oferecer nichos temporais às espécies exóticas, favorecendo seu estabelecimento nessa comunidade (Astudillo *et al.* 2016).

As diferenças na composição e na abundância das espécies entre as comunidades dos tratamentos comPL e semPL não foram tão evidentes quanto a diferença temporal entre os tratamentos das comunidades (Figuras 4-5; Tabela 4). A caracterização das comunidades mostra a existência de intervalos temporais dominados por poucas espécies, indicando que há na comunidade uma estruturação de nichos resultante das variações sazonais e/ou de mecanismos competitivos, tendo em vista que os organismos mais abundantes, em cada período, são de natureza colonial (Figura 4), entre os quais as disputas por espaço são frequentes (Edwards & Stachowicz 2010).

Nos períodos nos quais a cobertura de *P. loyola* nas placas semPL foi inferior a cobertura nas placas comPL, somente os Campanulariidae foram afetados negativamente pela presença do hidroide. A interação negativa entre as espécies provavelmente se deve a inadequação da superfície estolonar de *P. loyola* ao

assentamento de larvas, ao invés da eliminação dos campanularídeos por recobrimento, uma vez que raramente *P. loyola* foi observada de forma epizoica sobre campanularídeos (observações pessoais).

Impactos sobre a comunidade contribuem para o estabelecimento bem sucedido de um invasor, pois tendem à reduzir a diversidade enquanto aumentam os recursos disponíveis e, conseqüentemente, as oportunidades de invasão (Davis et al. 2000). Tratando-se de habitats com forte ação humana, como o estuário estudado, onde as condições ambientais a que as espécies nativas estão adaptadas foram distorcidas, as características alteradas do habitat podem anular a capacidade prévia da comunidade nativa de eliminar os organismos introduzidos (fenômeno denominado “Modificação no Regime de Seleção”, Byers 2002). Por isso, embora haja competição entre nativos e invasores em áreas modificadas, observa-se maior sucesso no estabelecimento e nos impactos competitivos das espécies não-nativas (Tyrrell & Byers 2007). Cabe salientar também que a comunidade da foz do rio Itiberê é composta por várias espécies introduzidas e criptogênicas (Cangussu *et al.* 2010; Ofwegen & Haddad 2011) o que pode contribuir para os poucos efeitos de *P. loyola* nos tratamentos, já que entre organismos exóticos espera-se alta capacidade competitiva. Aliado a esse fato, a pequena diferença de abundância de *P. loyola* entre os tratamentos, não permite uma inferência fiel da capacidade da comunidade resistir ao hidroide e aos seus possíveis efeitos negativos. Por outro lado, a dificuldade na eliminação de *P. loyola* dos substratos, mesmo com um esforço quinzenal, indica que a comunidade representa uma barreira fraca contra a espécie, que demonstrou grande eficácia na ocupação de espaço através do crescimento a partir de fragmentos ínfimos das colônias.

REFERÊNCIAS

- Altwater L. (2009) Composição e sazonalidade de Cnidários em substrato artificial, na Foz do Rio Itiberê, Baía de Paranaguá, Paraná. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Brasil:151 pp.
- Altwater L., Coutinho R. (2015) Colonisation, competitive ability and influence of *Stragulum bicolor* van Ofwegen and Haddad, 2011 (Cnidaria, Anthozoa) on the fouling community in Paranaguá Bay, Southern Brazil. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 462:55–61.

- Astudillo J.C., Leung K.M.Y., Bonebrake T.C. (2016) Seasonal heterogeneity provides a niche opportunity for ascidian invasion in subtropical marine communities. *Marine Environmental Research* 122:1–10.
- Bettim A.L. (2013) Sazonalidade de *Podocoryna* sp. nov. (Cnidaria, Hydrozoa, Hydractiniidae) na comunidade de substratos artificiais da foz do Rio Itiberê, Baía de Paranaguá, Paraná. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Brasil:60 pp.
- Blakeslee A.M.H., Canning-Clode J., Lind E.M., Quilez-Badia G. (2011) Biological invasions in the 21st century: ecological impacts, predictions, and management across land and sea. *Environmental Research* 111:891–892.
- Byers J.E. (2002) Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. *Oikos* 97:449–458.
- Byers J.E. (2009) Competition in marine invasions. In: Rilov G, Crooks JA, editors *Biological invasions in marine ecosystems: ecological, management, and geographic perspectives* Vol 204 Berlin Heidelberg: Springer:245–260.
- Cabral A.C. (2013) Hidrozoários bênticos em substrato artificial como indicadores de condições ambientais na Baía da Babitonga, Santa Catarina. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Paraná:114 pp.
- Cangussu L.C., Altvater L., Haddad M.A., Cabral A.C., Heyse H.L., Rocha R.M. (2010) Substrate type as a selective tool against colonization by non-native sessile invertebrates. *Brazilian Journal of Oceanography* 58: 219–231.
- Cerrano C., Puce S., Chiantore M., Bavestrello G., Cattaneo-Vietti R. (2001) The influence of the epizoic hydroid *Hydractinia angusta* on the recruitment of the Antarctic scallop *Adamussium colbecki*. *Polar Biology* 24:577–581.
- Chapman J.W., Carlton J.T. (1991) A test of criteria for introduced species: the global invasion by the isopod *Synidotea laevidorsalis* (Miers, 1881). *Journal of Crustacean Biology* 11:386–400.
- Clark G.F., Johnston E.L. (2011) Temporal change in the diversity-invasibility relationship in the presence of a disturbance regime. *Ecology letters* 14:52–7.
- Colautti R.I., Ricciardi A., Grigorovich I.A., MacIsaac H.J. (2004) Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters* 7:721–733.

- Connolly S.R., Moko S. (2003) Space preemption, size-dependent competition, and the coexistence of clonal growth forms. *Ecology* 84:2979–2988.
- Crooks J.A., Rilov G. (2009) The establishment of invasive species. In: Rilov G, Crooks JA, editors *Biological invasions in marine ecosystems: ecological, management, and geographic perspectives* Vol 204 Berlin Heidelberg: Springer:173–174.
- Davis M.A., Grime J.P., Thompson K. (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88:528–534.
- Dias G.M., Delboni C.G.M., Duarte L.F.L. (2008) Effects of competition on sexual and clonal reproduction of a tunicate: the importance of competitor identity. *Marine Ecology Progress Series* 362:149–156.
- Eastwood M.M., Donahue M.J., Fowler A.E. (2007) Reconstructing past biological invasions: niche shifts in response to invasive predators and competitors. *Biological Invasions* 9:397–407.
- Edwards K.F., Stachowicz J.J. (2010) Multivariate trade-offs, succession, and phenological differentiation in a guild of colonial invertebrates. *Ecology* 91: 3146–3152.
- Edwards K.F., Stachowicz J.J. (2012) Temporally varying larval settlement, competition, and coexistence in a sessile invertebrate community. *Marine Ecology Progress Series* 462:93–102.
- Elton C.S. (1958) *The ecology of invasions by animals and plants*. Chapman and Hall, London:181pp.
- Felippe C. (2016) *Fauna incrustante do Complexo Estuarino de Paranaguá, com ênfase em espécies introduzidas*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Brasil:68 pp.
- Gestoso I., Arenas F., Olabarria C. (2014) Biotic resistance and facilitation of a nonindigenous mussel vary with environmental context. *Marine Ecology Progress Series* 506:163–173.
- Grosholz E.D., Ruiz G.M., Dean C.A., Shirley K.A., Maron J.L., Connors P.G. (2000) The impacts of a nonindigenous marine predator in a California bay. *Ecology* 81:1206–1224.

- Haddad M.A., Bettim A.L., Miglietta M.P. (2014) *Podocoryna loyola*, n. sp. (Hydrozoa, Hydractiniidae): a probably introduced species on artificial substrate from southern Brazil. *Zootaxa* 3796:494–506.
- Jackson J.B.C. (1977) Competition on marine hard substrata: the adaptive significance of solitary and colonial strategies. *The American Naturalist* 111:743–767.
- Kang R., Park H., Won K., Kim J., Levings C. (2005) Competition as a determinant of the upper limit of subtidal kelp *Okamura* in the southern coast of Korea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 314:41–52.
- Kimmerer W.J., Gartside E., Orsi J.J. (1994) Predation by an introduced clam as the likely cause of substantial declines in zooplankton of San Francisco Bay. *Marine Ecology Progress Series* 113:81–93.
- Kolm H.E., Schoenenberger M.F., Rocha Piemonte M., Souza P.S.A., Schnell e Scühli G., Mucciato M.B., Mazzuco R., Mazzuco R. (2002) Spatial variation of bacteria in surface waters of Paranaguá and Antonina Bays, Paraná, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 45:27–34.
- Krassoi F.R., Brown K.R., Bishop M.J., Kelaher B.P., Summerhayes S. (2008) Condition-specific competition allows coexistence of competitively superior exotic oysters with native oysters. *The Journal of Animal Ecology* 77:5–15.
- Kremer L., Rocha R.M. (2011) The role of *Didemnum perlucidum* F. Monniot, 1983 (Tunicata, Ascidiacea) in a marine fouling community. *Aquatic Invasions* 6:441–449.
- Lana P.C., Marone E., Lopes R.M., Machado E. da C. (2001) The subtropical estuarine complex of Paranaguá Bay, Brazil. *Ecological Studies* 144:131–145.
- Luz B.L.P. (2012) Espécies exóticas incrustantes nas Baías de Guaratuba e Paranaguá, Paraná. Relatório de pesquisa do 20º EVINCI da Universidade Federal do Paraná, Curitiba:20 pp.
- Martins C.C., Braun J.A.F., Seyffert B.H., Machado E. da C., Fillmann G. (2010) Anthropogenic organic matter inputs indicated by sedimentary fecal steroids in a large South American tropical estuary (Paranaguá estuarine system, Brazil). *Marine Pollution Bulletin* 60:2137–2143.

- Martins C.C., Seyffert B.H., Braun J.A.F., Fillmann G. (2011) Input of organic matter in a large south american tropical estuary (Paranaguá Estuarine System, Brazil) indicated by sedimentary sterols and multivariate statistical approach. *Journal of the Brazilian Chemical Society* 22:1585–1594.
- Maughan B.C., Barnes D.K.A. (2000) Seasonality of competition in early development of subtidal encrusting communities. *Marine Ecology* 21:205–220.
- Migotto A.E., Marques A.C., Flynn M.N. (2001) Seasonal recruitment of hydroids (Cnidaria) on experimental panels in the São Sebastião Channel, Southeastern Brazil. *Bulletin of Marine Science* 68:287–298.
- Nalepa T.F., Fanslow D.L., Lang G.A. (2009) Transformation of the offshore benthic community in Lake Michigan: recent shift from the native amphipod *Diporeia* spp. to the invasive mussel *Dreissena rostriformis bugensis*. *Freshwater Biology* 54:466–479.
- Olden J.D., Poff N.L., Douglas M.R., Douglas M.E., Fausch K.D. (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution* 19:18–24.
- Olyarnik S. V., Bracken M.E.S., Byrnes J.E., Hughes A.R., Hultgren K.M., Stachowicz J.J. (2009) Ecological factors affecting community invasibility. In: Rilov G, Crooks JA, editors. *Biological invasions in marine ecosystems: ecological, management, and geographic perspectives*. Vol. 204. Berlin Heidelberg: Springer. pp 215–238.
- Osman R.W., Whitlatch R.B. (2007) Variation in the ability of *Didemnum* sp. to invade established communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 342:40–53.
- Rius M., Potter E.E., Aguirre J.D., Stachowicz J.J. (2014). Mechanisms of biotic resistance across complex life cycles. *Journal of Animal Ecology* 83: 296–305.
- Robinson T.B., Havenga B., van der Merwe M., Jackson S. (2017) Mind the gap – context dependency in invasive species impacts: a case study of the ascidian *Ciona robusta*. *NeoBiota* 32:127–141.
- Rodriguez L.F. (2006) Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. *Biological Invasions* 8:927–939.

- Ruiz G.M., Carlton J.T., Grosholz E.D., Hines A.H. (1997) Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent, and consequences. *American Zoologist* 37:621–632.
- Sakai A.K., Allendorf F.W., Holt J.S., Lodge D.M., Molofsky J., With K.A., Baughman S., Cabin R.J., Cohen J.E., Ellstrand N.C., Mccauley D.E., O'Neil P., Parker I.M., Thompson J.N., Weller S.G. (2001) The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32:305–332.
- Simberloff D., Von Holle B. (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* 1:21–32.
- Sutherland J.P., Karlson R.H. (1977) Development and stability of the fouling community at Beaufort, North Carolina. *Ecological Monographs* 47:425–446.
- Tilman D. (2004) Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101:10854–61.
- Trygonis V., Sini M. (2012) PhotoQuad: A dedicated seabed image processing software, and a comparative error analysis of four photoquadrat methods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 424-425:99–108.
- Tyrrell M.C., Byers J.E. (2007) Do artificial substrates favor nonindigenous fouling species over native species? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 342:54–60.
- van Ofwegen L.P., Haddad M.A. (2011). A probably invasive new genus and new species of soft coral (Octocorallia: Alcyonacea: Clavulariidae) from Brazil. *Zootaxa* 3107: 38–46.
- Vermeij G.J. (1996) An agenda for invasion biology. *Biological Conservation* 78:3–9.

Capítulo 3: Efeitos da comunidade de fouling no desenvolvimento das colônias do hidroide *Podocoryna loyola* (Cnidaria, Hydractiniidae), provavelmente introduzido na Baía de Paranaguá, Sul do Brasil

RESUMO

Podocoryna loyola é um hidroide colonial e polimórfico, possivelmente introduzido na região da Foz do rio Itiberê, Baía de Paranaguá, Paranaguá. Como as comunidades nativas exibem diferentes níveis de resistência biótica, que elimina ou reduz o sucesso de espécies exóticas por meio de interações negativas, um pré-requisito necessário para a permanência e dominância de organismos exóticos na comunidade invadida são a pré-adaptação ou plasticidade fenotípica para enfrentar as novas interações bióticas. Assim, o objetivo do trabalho foi avaliar se a comunidade incrustante afeta o desenvolvimento de *P. loyola* quanto ao tamanho e à taxa de crescimento das colônias ao longo do tempo. Para isso, durante 24 meses, o número, a área e a taxa de crescimento das colônias do hidroide foram comparadas entre um tratamento de remoção da comunidade *versus* o controle, com presença da comunidade nos substratos experimentais. As variáveis não diferiram significativamente entre os tratamentos, possivelmente devido à alta capacidade competitiva de *P. loyola*, demonstrada pela rápida e elevada taxa de crescimento ou pela ação de fatores abióticos ou indiretos que geram períodos favoráveis ao desenvolvimento das colônias do hidroide. O crescimento bem sucedido de *P. loyola*, na presença ou na ausência de outros organismos, reitera a incapacidade da comunidade da foz do Rio Itiberê de resistir ao desenvolvimento das colônias e sugere um papel determinante de *P. loyola* na composição e estrutura da comunidade.

Palavras-chave: crescimento, incrustante, capacidade competitiva.

ABSTRACT

Podocoryna loyola is a colonial and polymorphic hydroid, possible introduced in the region of the mouth of the Itiberê River in Paranaguá Bay, State of Paraná, Brazil. As native communities exhibit different levels of biotic resistance, that eliminates or reduces the success of invasive species through negative interactions a necessary prerequisite for the persistence and dominance of exotic organisms in the invaded community are the pre-adaptation or phenotypic plasticity to address the new biotic

interactions. Thus,, the objective of the study was to evaluate if the fouling community affects the development of *P. loyola* regarding the size and growth rate of the colonies over time. For this, during 24 months, the number, area and growth rate of the hydroid colonies were compared between a treatment of community removal versus control, with community presence in the experimental substrates. The variables did not differ significantly between treatments,, possibly due to the high competitive capacity of *P. loyola*, demonstrated by the fast and high growth rate, or by the action of abiotic or indirect factors that gender favorable periods for the development of hydroid's colonies. The successful growth of *P. loyola* in the presence or absence of other organisms reiterates the inability of the community of Itiberê river mouth to resist to the development of the colonies and suggest a determinant role of *P. loyola* on the composition and structure of the community.

Key words: area, growth, fouling, competitive capacity.

INTRODUÇÃO

Podocoryna loyola Haddad, Bettim, & Miglietta, 2014 é um hidrozoário provavelmente introduzido na costa sul e sudeste do Brasil, já encontrado tanto na forma polipoide bentônica (até o momento, somente sobre substratos artificiais), quanto na forma medusoide (Altvater 2009; Nogueira Jr 2012; Haddad *et al.* 2014; Felipe 2016). O hidroide forma colônias estolonais e polimórficas: a partir da hidrorriza surgem os gastrozoides, pólipos especializados na alimentação, os gonozoides, que desempenham a função de produção de medusas, e os tentaculozoides, carregados com nematocistos para a defesa da colônia (Haddad *et al.* 2014).

Estudos anteriores sobre o recrutamento de *P. loyola* e a sucessão da comunidade na qual está presente indicam que o hidroide está bem estabelecido na comunidade de substratos artificiais da foz do Rio Itiberê, Baía de Paranaguá, Paraná. O hidroide apresenta recrutamento sazonal, ocorre na região em anos contínuos e é o organismo dominante na comunidade em períodos entre o verão e o inverno (capítulo 1 e 2; Altvater 2009). Embora tenha-se observado menor recrutamento da espécie em placas pré-colonizadas, a presença de uma comunidade em estágio mais avançado de desenvolvimento não impediu o recrutamento nem inibiu sua expansão sobre os substratos (capítulos 1 e 2). Isso

sugere uma capacidade limitada da comunidade para restringir a colonização e a permanência de *P. loyola* (capítulo 2).

Após o recrutamento, o estabelecimento de populações exóticas depende da capacidade das espécies lidarem com a baixa disponibilidade de recursos e do resultado das interações com os elementos bióticos do novo ecossistema (Hart & Marshall 2012). O espaço é o principal recurso limitante nas comunidades marinhas incrustantes e a competição por interferência é o mecanismo mais importante pelo qual os organismos asseguram substrato para colonização (Ferguson *et al.* 2013). A competição por interferência é uma interação direta, caracterizada por contato entre potenciais competidores resultando em eventos de sobreposição, agressão, resposta imune, interferência alimentar, todos esses influenciarão a abundância e sobrevivência dos organismos (Woodin & Jackson 1979).

Uma vez que as comunidades nativas exibem diferentes níveis de resistência biótica (Elton 1958) eliminando ou reduzindo o sucesso de espécies invasoras através de interações negativas (Olyarnik *et al.* 2009; Rius *et al.* 2014), um pré-requisito necessário para a permanência e dominância de organismos exóticos na comunidade invadida é a sua pré-adaptação ou plasticidade fenotípica (Smith 2009) para enfrentar as novas interações bióticas (competidores, consumidores, parasitas) (McQuaid & Arenas 2009).

Organismos modulares e polimórficos, como *P. loyola*, alteram sua morfologia em resposta a sinais bióticos de competidores ou predadores (Harvell 1990). De acordo com o espaço disponível, além de alterações na composição de zooides (Buss 1990; Padilla *et al.* 1996), a forma, a taxa de crescimento e o tamanho das colônias também podem variar para defender o espaço ocupado (Dudgeon & Buss 1996; Cerrano *et al.* 2001; Ferrel 2008).

Nesse contexto, o trabalho objetiva avaliar se a comunidade incrustante afeta o desenvolvimento de *P. loyola* quanto ao tamanho e à taxa de crescimento das colônias ao longo do tempo. A hipótese de trabalho é: se a comunidade exerce resistência ao desenvolvimento das colônias de *P. loyola*, então, ao longo do tempo, a área e a taxa de crescimento das colônias serão menores em colônias que cresceram com a presença de outros organismos incrustantes do que em colônias que cresceram sem a presença de outros organismos incrustantes.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo e local dos experimentos

A Baía de Paranaguá, localizada ao norte da planície litorânea do Estado do Paraná (Figura 1, capítulo 1), adentra cerca de 46 km pela costa, com largura máxima de 10 km (Bigarella 2001). O clima da região é temperado úmido. A precipitação média anual é de 2500 mm (Lana *et al.* 2001). O padrão de circulação e estratificação da água varia entre as estações, sendo a salinidade de 12-29 no verão e 20-34 no inverno e a temperatura entre 23° e 30° C no verão e 18° e 25° C no inverno (Lana *et al.* 2001).

Os experimentos foram realizados na marina do late Clube de Paranaguá (25°30'54.73" S, 48°30'1.04" O), situada na foz do Rio Itiberê, no interior da Baía de Paranaguá, planície litorânea do Paraná (Figura 1, capítulo 1). A estrutura principal do clube é construída em concreto, com colunas que sustentam passarelas de acesso às embarcações. Os flutuadores da marina são constituídos de fibra de vidro e recobertos na parte superior por madeira.

Desenho e Procedimentos Experimentais

Placas de polietileno, de 144 cm² de lado, foram presas com abraçadeiras plásticas a estruturas retangulares de PVC, a uma distância de 12 cm uma da outra para evitar o atrito. As estruturas foram imersas a aproximadamente 1 m de profundidade, amarradas por cordas aos píers flutuantes do late Clube de Paranaguá. A fixação das estruturas e das placas mantinha-as em posição vertical (Figura 2, capítulo 1). Uma das faces de cada placa foi lixada antes da submersão e somente esta foi analisada durante todo o experimento.

Dezesseis placas foram distribuídas em quatro estruturas e foram submetidas a dois diferentes tratamentos durante 24 meses, de maio 2011 a maio 2013. Oito placas, duas em cada estrutura, constituíram o tratamento "*P. loyola*" (PL). Neste tratamento, as placas eram retiradas da água quinzenalmente para fotografia e verificação da presença de colônias de *P. loyola*, sob lupa, quando necessário. Quando havia colônias, procedia-se a remoção dos demais organismos incrustantes através de raspagem, permanecendo nas placas somente o hidróide.

As outras oito placas, também duas por estrutura, representaram o controle, que também eram fotografados na mesma data das placas PL e devolvidos inalterados às estruturas experimentais.

Durante os procedimentos, as placas permaneciam em baldes com água do local e aeração constante e, para as fotografias e a análise sob lupa, eram imersas em bandejas também com água do local.

Ao término dos procedimentos, que duravam de uma a duas horas, eram fixadas novamente nas estruturas experimentais. Devido a perdas de réplicas ao longo do estudo, cinco placas do tratamento PL e cinco do controle foram consideradas para análise em cada período.

As fotografias foram analisadas no programa photoQuad 1.2 (Trygonis & Sini 2012) para cálculo da área (cm^2) e do número de colônias de *P. loyola*. Nesse programa as fotos foram padronizadas quanto à área total (144cm^2) e delimitou-se um quadrado de 100cm^2 para análise (Figura 1; as bordas das placas foram excluídas a fim de evitar erros decorrentes da manipulação). As colônias do hidroide foram identificadas visualmente e com auxílio das notas de campo, principalmente nos períodos iniciais do experimento quando não detectadas nas fotografias. No tratamento PL, a presença de mais de uma colônia em uma mesma placa foi de difícil identificação, pois as colônias observadas em posições distantes na face da placa poderiam ser originárias do crescimento de uma colônia presente inicialmente no verso da placa. As colônias dos hidractíneos só se separam nitidamente quando em fronteira com outra, ou ainda, se fundem (Gild *et al.* 2003), portanto, as colônias de *P. loyola* observadas em cada placa, em todas as quinzenas, foram consideradas únicas.

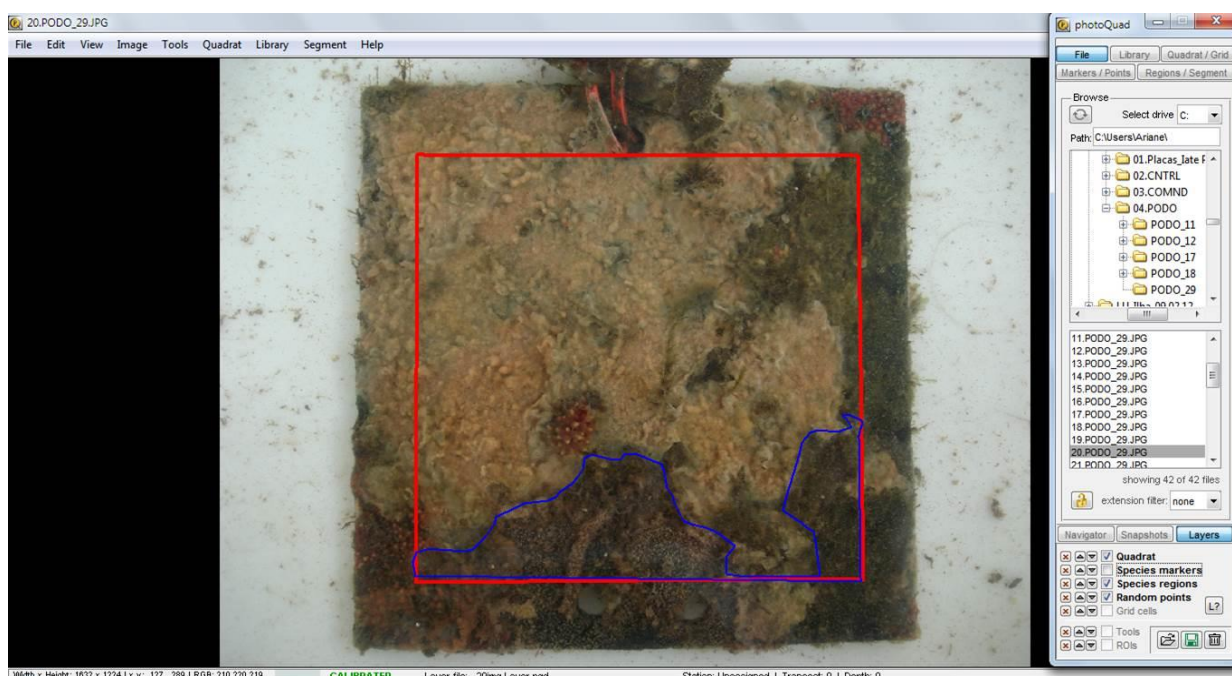


Figura 1. *Layout* do programa photoQuad que ilustra a área de análise (100 cm²; quadrado vermelho) e a detecção e medição da área de uma colônia de *P. loyola* (contorno azul).

Análise dos Dados

A normalidade e a homeocedasticidade dos dados foram testadas por Shapiro-Wilk e Bartlett, respectivamente. Para atender a essas premissas e realizar testes paramétricos, os dados de área e taxa de crescimento das colônias foram transformados para seno.

A taxa de crescimento diário de cada colônia de *P. loyola* foi calculada como a diferença na área ocupada entre quinzenas consecutivas: $[(\text{Área final} - \text{Área inicial}) / 15 \text{ dias}]$.

A área e a taxa de crescimento das colônias foram comparadas entre o tratamento PL e o controle através de uma ANOVA de medidas repetidas. Para a análise da área e da taxa de crescimento, o número de colônias de cada tratamento foi igualado em cada quinzena, através de exclusão arbitrária (Anexo II; Tabela 1). As diferenças significativas foram investigadas pelo teste a posteriori de Tukey. O nível de significância estabelecido foi $\alpha = 0,05$. Os testes estatísticos foram realizados através do programa Statistica 7.0.

RESULTADOS

Podocoryna loyola foi registrada no tratamento PL após 75 dias de submersão dos substratos, todavia, nos controles ocorreu somente após 120 dias de submersão, assim as comparações abrangem o período de setembro 2011 (segunda quinzena) a maio 2013. O número de colônias seguiu a mesma tendência em ambos os tratamentos: foi maior do 180° até o 375° dia de colonização (março a setembro 2012) e do 510° até o 600° (fevereiro a maio 2013), sobretudo nas placas PL (Figura 2A). O número total médio de colônias foi de quatro nas placas PL e dois nas placas controle.

A área das colônias não diferiu entre os tratamentos, somente ao longo do tempo de sucessão (Tabela 1), com picos após 285 e 495 dias (junho 2012 e janeiro 2013, respectivamente) e nas duas quinzenas finais do experimento (Figura 2B). Em geral, as menores áreas, acompanharam os períodos de menor número total de colônias.

Tabela 1. ANOVA de medidas repetidas da área e da taxa de crescimento das colônias de *P. loyola* entre os tratamentos PL e controle, na interação dos tratamentos como tempo e ao longo do tempo. * = diferença significativa ($p < 0,05$); n.s. = não significativo ($p > 0,05$).

	Fatores	G.L.	F	p
Área	tratamentos	1	2,9019	n.s.
	tratamentos X tempo	32	1,1607	n.s
	resíduo	53		
	tempo	32	3,5041	*
	resíduo	53		
Taxa de crescimento	tratamentos	1	0,03805	n.s.
	tratamentos X tempo	26	1,99362	*
	resíduo	44		
	tempo	26	2,27815	*
	resíduo	44		

As colônias do hidroide no tratamento PL exibiram uma taxa de crescimento ($\geq 0 \text{ cm}^2/\text{dia}$) média de $0,8 \text{ cm}^2/\text{dia}$, com taxas mínima e máxima de $0,1$ e $3,0 \text{ cm}^2/\text{dia}$, respectivamente. No controle, a taxa de crescimento média foi de $0,6 \text{ cm}^2/\text{dia}$ com

taxas mínima e máxima de 0,1 e 2,0 cm²/dia, respectivamente. A taxa de crescimento diferiu na interação entre os tratamentos e o tempo, e foi maior no tratamento PL, após 195 e 435 dias do aparecimento das colônias (março e novembro 2012, respectivamente; Figura 2C). Ao longo do tempo, a taxa de crescimento foi significativamente menor e negativa do 300° ao 345° dia após a colonização (julho e agosto 2012), principalmente no tratamento PL (Figura 2C).

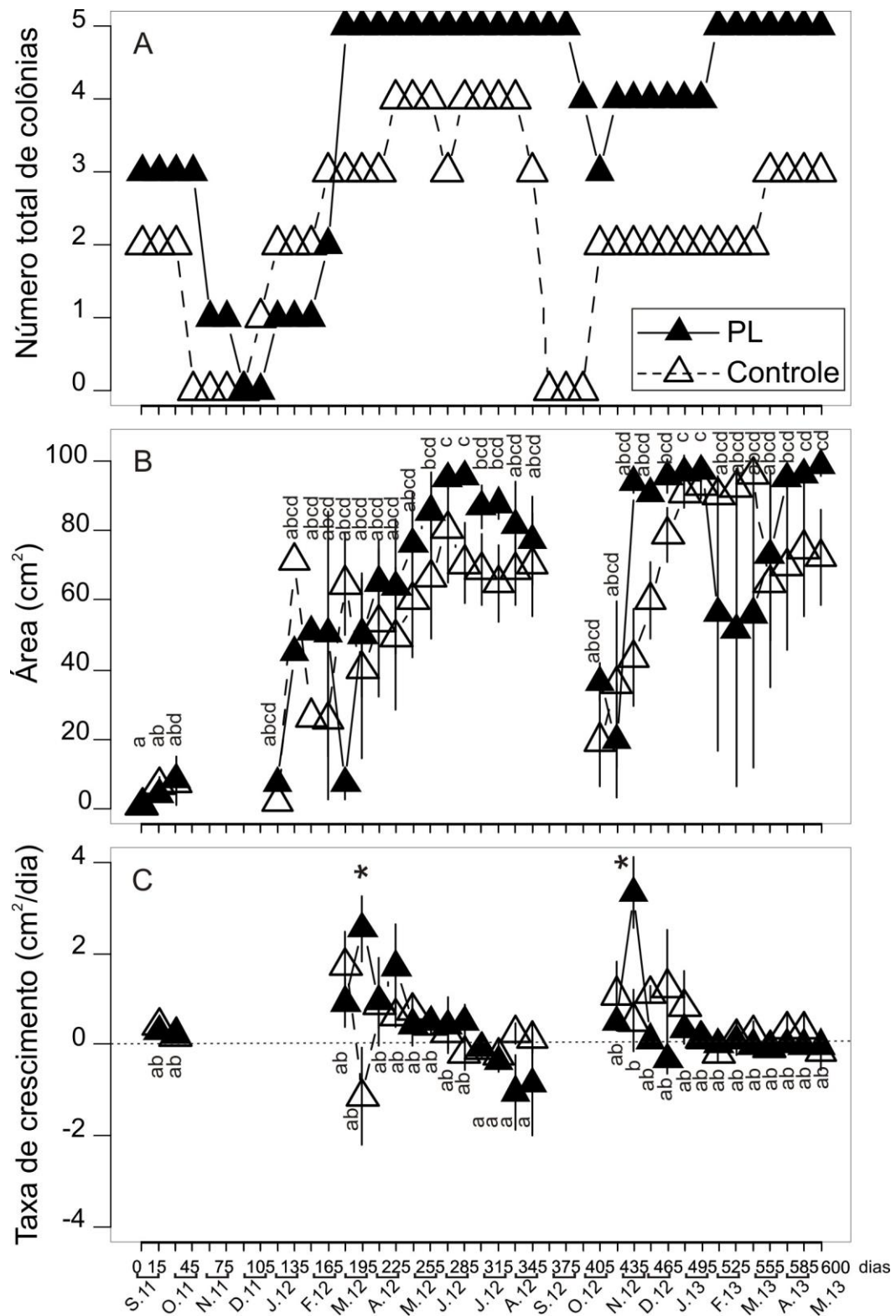


Figura 2. Variação das medidas das colônias de *Podocoryna loyola* nas placas PL e nas placas controle: **A.** Número total de colônias; **B.** Área (média e desvio padrão); **C.** Taxa de crescimento (média e desvio padrão); As letras indicam diferenças significativas ($p < 0,05$) entre as quinzenas; (*) Diferença significativa ($p < 0,05$) entre os tratamentos. O mês e o ano correspondente aos períodos quinzenais estão indicados abaixo das chaves, no eixo X.

DISCUSSÃO

A presença de uma comunidade não ofereceu resistência ao desenvolvimento das colônias de *P. loyola* quanto à área ou à taxa de crescimento. O número de colônias do hidroide também foi similar entre os tratamentos de exclusão e permanência de outras espécies, na maioria dos períodos analisados.

Os períodos em que a área das colônias de *P. loyola* foram maiores coincidiram com a menor cobertura dos demais organismos incrustantes (Figura 2B; Figura 5; Capítulo 2). Esses resultados sugerem que há interações negativas entre *P. loyola* e os demais organismos das placas controle. A comunidade dos controles era constituída principalmente por invertebrados coloniais (briozoários, esponjas e hidroides; Figuras 4-5; Capítulo 2), a maioria, assim como *P. loyola*, com padrão de crescimento *sheet-like*, caracterizado por incrustações bidimensionais com crescimento indeterminado e capacidade de deslocamento lateral de outros organismos (Woodin & Jackson 1979). Essas características geralmente são associadas ao domínio do substrato e à alta capacidade competitiva dos organismos (Woodin & Jackson 1979; Dias *et al.* 2008). *P. loyola* possivelmente foi favorecida em relação aos demais invertebrados incrustantes pelas altas taxas de crescimento, pela presença de tentaculozoides (principalmente na borda das colônias, observação pessoal) e de estolões carregados com nematocistos para defesa do espaço ocupado (Yund *et al.* 1987).

A taxa de crescimento médio das colônias de *P. loyola* em ambos os tratamentos é muito superior à taxa de crescimento médio máximo registrada na literatura para outros hidroides da família Hydractiniidae (Tabela 2). Esse padrão de crescimento alto e rápido pode possibilitar à *P. loyola* atingir rapidamente grandes áreas que impedem a sobreposição por outros organismos (*“escape in size”*; Sebens 1982). Essa habilidade já foi observada em encontros intra e interespecíficos envolvendo hidractinídeos (McFadden 1986; Buss & Yund 1988).

Tabela 2. Taxa de crescimento médio máximo das colônias de *P. loyola* e de outros hidroides da família Hydractiniidae registrados na literatura.

Espécie	Taxa de crescimento médio máximo (cm ² /dia)	Localidade	Metodologia	Referência
<i>Podocoryna loyola</i>	3,0	Baía de Paranaguá/ Paraná/Brasil	experimento em campo	este trabalho
<i>Hydractinia echinata</i>	0,0003	Nomans Island/ Connecticut, EUA	experimento laboratorial	McFadden <i>et al.</i> 1984
<i>H. echinata</i>	0,0013	Beaufort/ Carolina do Norte, EUA	experimento em campo	Karlson 1981
<i>Hydractinia</i> GM*	0,05	St. Joseph's Bay/ Flórida, EUA	experimento laboratorial	Ferrel 2004
<i>Hydractinia</i> GM*	0,05	Florida State University Coastal and Marine Laboratory/ Flórida, EUA	experimento em campo	Ferrel 2008

* espécie não descrita do Golfo do México (GM).

Além de disputas por espaço, a expansão de *P. loyola* nos substratos controle também pode resultar do ciclo biológico dos organismos, da variação temporal das condições abióticas que ora pode favorecer uma espécie ora outra, ou ainda, de predação ou competição indireta que reduzem a abundância dos outros organismos (Karlson 1978; Menge 1995). *P. loyola*, ao invés de sobrepor possíveis competidores, cresce no espaço vago, assim como o hipotetizado para outro hidractínídeo que prevalecia sobre os demais organismos da comunidade de substratos artificiais da Carolina do Norte (Karlson 1981). A sazonalidade no recrutamento de *P. loyola* observada durante quatro anos na foz do rio Itiberê (Bettim 2013), corrobora a importância de fatores abióticos para explicar o tamanho médio observado para as colônias ao longo do tempo, pois naquele estudo, as variações na temperatura pareceram regular mais o recrutamento da espécie do que as relações interespecíficas.

As diferenças observadas na taxa de crescimento entre os tratamentos (Figura 2C) mostra que, quando há substrato disponível (tratamento PL), *P. loyola* maximiza sua estratégia oportunista de utilização do espaço, com rápido e elevado crescimento vegetativo, de forma a evitar a competição interespecífica e a chance de sobreposição por outros organismos pela pré-ocupação do espaço (Woodin & Jackson 1979).

O desenvolvimento bem sucedido das colônias de *P. loyola*, tanto na presença como na ausência de uma comunidade, mostra a robustez desse organismo, capaz de lidar satisfatoriamente com possíveis competidores e de crescer rapidamente sobre os espaços vazios, mesmo sem uma possível proteção fornecida pela comunidade contra estresse mecânico ou predadores (Menge *et al.* 1985). Esses resultados reiteram a incapacidade da comunidade da foz do Rio Itiberê de resistir ao desenvolvimento de *P. loyola* e sugerem um papel determinante do hidroide sobre a composição e estrutura da comunidade.

REFERÊNCIAS

- Altwater L. (2009) Composição e sazonalidade de Cnidários em substrato artificial, na Foz do Rio Itiberê, Baía de Paranaguá, Paraná. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Brazil:151 pp.
- Bettim A.L. (2013) Sazonalidade de *Podocoryna* sp. nov. (Cnidaria, Hydrozoa, Hydractiniidae) na comunidade de substratos artificiais da foz do Rio Itiberê, Baía de Paranaguá, Paraná. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Brasil:60 pp.
- Bigarella J.J. (2001) Contribuição ao estudo da planície litorânea do estado do Paraná. Brazilian Archives of Biology and Technology Jubilee Vo:65–110.
- Buss L.W. (1990) Competition within and between encrusting clonal invertebrates. Trends in Ecology & Evolution 5:352–356.
- Buss L.W., Yund P.O. (1988) A comparison of recent and historical populations of the colonial hydroid *Hydractinia*. Ecology 69:646–654.
- Cerrano C., Puce S., Chiantore M., Bavestrello G., Cattaneo-Vietti R. (2001) The influence of the epizoic hydroid *Hydractinia angusta* on the recruitment of the Antarctic scallop *Adamussium colbecki*. Polar Biology 24:577–581.
- Dias G.M., Delboni C.G.M., Duarte L.F.L. (2008) Effects of competition on sexual and clonal reproduction of a tunicate: the importance of competitor identity. Marine Ecology Progress Series 362:149–156.
- Dudgeon S.R., Buss L.W. (1996) Growing with the flow: on the maintenance and malleability of colony form in the hydroid *Hydractinia*. The American Naturalist 147:667–691.

- Elton C.S. (1958) The ecology of invasions by animals and plants. Chapman and Hall, London:181pp.
- Felippe C. (2016) Fauna incrustante do Complexo Estuarino de Paranaguá, com ênfase em espécies introduzidas. Dissertação Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Brasil:68 pp.
- Ferguson N., White C.R., Marshall D.J. (2013) Competition in benthic marine invertebrates: the unrecognized role of exploitative competition for oxygen. *Ecology* 94:126–135.
- Ferrel D.L. (2004) Fitness consequences of allorecognition-mediated agonistic interactions in the colonial hydroid *Hydractinia* [GM]. *The Biological bulletin* 206:173–87.
- Ferrel D.L. (2008) Field fitness, phalanx-guerrilla morphological variation, and symmetry of colonial growth in the encrusting hydroid genus *Hydractinia*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 88:1577–1587.
- Gild S., Frank U., Mokady O. (2003) Allogeneic interactions in *Hydractinia*: is the transitory chimera beneficial? *The International Journal of Developmental Biology* 47:433–8.
- Haddad M.A., Bettim A.L., Miglietta M.P. (2014) *Podocoryna loyola*, n. sp. (Hydrozoa, Hydractiniidae): a probably introduced species on artificial substrate from southern Brazil. *Zootaxa* 3796:494–506.
- Hart S.P., Marshall D.J. (2012) Advantages and disadvantages of interference-competitive ability and resource-use efficiency when invading established communities. *Oikos* 121:396–402.
- Harvell C.D. (1990) The ecology and evolution of inducible defenses. *The Quarterly Review of Biology* 65:323–340.
- Karlson R.H. (1978) Predation and space utilization patterns in a marine epifaunal community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 31:225–239.
- Karlson R.H. (1981) A simulation study of growth inhibition and predator resistance in *Hydractinia echinata*. *Ecological Modelling* 13:29–47.
- Lana P.C., Marone E., Lopes R.M., Machado E. da C. (2001) The subtropical estuarine complex of Paranaguá Bay, Brazil. *Ecological Studies* 144:131–145.

- McFadden C.S. (1986) Laboratory evidence for a size refuge in competitive interactions between the hydroids *Hydractinia echinata* (Flemming) and *Podocoryne carnea* (Sars). *The Biological Bulletin*:161–174.
- McFadden C.S., McFarland M.J., Buss L.W. (1984) Biology of hydractiniid hydroids. 1. Colony ontogeny in *Hydractinia echinata* (Flemming). *Biological Bulletin* 166:54.
- McQuaid C.D., Arenas F. (2009) Biological invasions: insights from marine benthic communities. In: Wahl M, editor *Marine hard bottom communities: patterns, dynamics, diversity and change Ecological Studies* 206, Verlag Berlin, Heidelberg Springer:309–320.
- Menge B.A. (1995) Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs: patterns and importance. *Ecological monographs* 65:21–74.
- Menge B.A., Lubchenco J., Ashkenas L.R. (1985) Diversity, heterogeneity and consumer pressure in a tropical rocky intertidal community. *Oecologia* 65:394–405.
- Nogueira Jr M. (2012) Gelatinous zooplankton fauna (Cnidaria, Ctenophora and Thaliacea) from Baía da Babitonga (southern Brazil). *Zootaxa* 3398:1–21.
- Olyarnik S. V., Bracken M.E.S., Byrnes J.E., Hughes A.R., Hultgren K.M., Stachowicz J.J. (2009) Ecological factors affecting community invasibility. In: Rilov G, Crooks JA, editors. *Biological invasions in marine ecosystems: ecological, management, and geographic perspectives*. Vol. 204. Berlin Heidelberg: Springer.pp 215–238.
- Padilla D.K., Harvell C.D., Marks J., Helmuth B. (1996) Inducible aggression and intraspecific competition for space in a marine bryozoan, *Membranipora membranacea*. *Limnology and Oceanography* 41:505–512.
- Rius M., Potter E.E., Aguirre J.D., Stachowicz J.J. (2014) Mechanisms of biotic resistance across complex life cycles. *Journal of Animal Ecology* 83:296–305.
- Sebens K.P. (1982) Competition for space: growth rate, reproductive output, and escape in size. *The American Naturalist* 120:189–197.
- Smith D.L. (2009) The role of phenotypic plasticity in marine biological invasions. In: Rilov G, Crooks JA, editors *Biological invasions in marine ecosystems: ecological, management, and geographic perspectives* Vol 204 Berlin Heidelberg: Springer:177–200.

- Trygonis V., Sini M. (2012) PhotoQuad: A dedicated seabed image processing software, and a comparative error analysis of four photoquadrat methods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 424–425:99–108.
- Woodin S.A., Jackson J.B.C. (1979) Interphyletic competition among marine benthos. *American Zoologist* 19:1029–1043.
- Yund P.O., Cunningham C.W., Buss L.W. (1987) Recruitment and postrecruitment interactions in a colonial hydroid. *Ecology* 68:971–982.

CONSIDERAÇÕES GERAIS

Neste estudo, a resistência biótica de uma comunidade incrustante ao hidroide *Podocoryna loyola*, introduzido na Baía de Paranaguá, foi medida pela redução das colônias da espécie durante o recrutamento, pela estabilidade na composição e na estrutura da comunidade durante a sucessão com a presença da espécie e pela redução no desenvolvimento das colônias de *P. loyola* durante a sucessão.

Conclui-se que a comunidade residente exerce fraca resistência ao estabelecimento de *P. loyola*. No intervalo bimestral em que o recrutamento foi avaliado, os residentes não impediram a presença do hidroide, mas limitaram a expansão dos recrutas. Durante a sucessão, foram observadas poucas modificações na estrutura e composição da comunidade devido à presença do hidroide. Esse resultado, entretanto, não refletiu resistência à *P. loyola*, pois, o crescimento das colônias ao longo da sucessão não foi limitado, de tal forma que a espécie dominou a comunidade em alguns períodos.

A ausência de efeito da comunidade sobre a presença de recrutas parece depender do próprio hidroide, devido aos picos de reprodução que fornecem propágulos capazes de colonizar qualquer substrato disponível. A formação de gonozóides parece seguir o padrão do ciclo de vida de outros hidractíneos, num intervalo de dois meses, nos períodos mais quentes, o surgimento de pólipos reprodutivos explica a adição bem sucedida de novas colônias ao substrato. A resistência ao crescimento dos recrutas resultou da ocupação prévia do espaço por poucos organismos da comunidade residente e pelas próprias colônias de *P. loyola*.

Os poucos efeitos de *P. loyola* sobre a comunidade (somente um morfotipo teve redução, em um curto intervalo de tempo) são consequência da exclusão ineficiente do hidroide do tratamento pareado, mas também podem ser resultantes da sazonalidade ambiental que, ao fornecer nichos temporais reduz a competição com a comunidade residente, seja pelo ciclo biológico dos organismos ou pela redução indireta de competidores, favorecendo o estabelecimento do hidroide. A remoção mais eficaz de *P. loyola* dos experimentos ocorreu no início do inverno assim, recomenda-se os meses frios para o manejo da espécie. A comunidade sucessional também pode ter sido competitivamente inferior à *P. loyola*, tendo em vista sua rápida e alta taxa de crescimento.

Alternativamente, cabe ressaltar o papel da riqueza das comunidades na resistência biótica. Em relação à ambientes marinhos, os estuários são menos diversos e mais estressantes, devido a grande flutuação dos fatores abióticos e, portanto, podem ser mais vulneráveis à invasão. Também, a comunidade da foz do rio Itiberê é composta por várias espécies não-nativas, o que pode resultar em uma maior competição por espaço que pode explicar os poucos efeitos do hidróide nos tratamentos.

As diferenças, entre o recrutamento e a sucessão, na resistência da comunidade à *P. loyola* destacam a importância de avaliar as interações bióticas em distintas escalas temporais. As interações bióticas podem variar ao longo do espaço e do tempo e podem ser influenciadas por uma variedade de fatores que conduzem à complexidade de mecanismos que determinam o sucesso das invasões. A identificação das espécies residentes e a apresentação dos seus possíveis efeitos interativos sobre a espécie exótica fornecem uma compreensão mais completa do processo de estabelecimento dos invasores, justificando o enfoque na resistência biótica da comunidade ao invés de no potencial invasor do organismo exótico.

O viés sazonal deste trabalho, misturando interferências bióticas e abióticas sobre *P. loyola*, demonstra que o resultado final de uma invasão é determinado pela interação de aspectos biológicos e físicos concorrentes. Um estudo da comunidade incrustante, que separe os fatores ambientais dos biológicos, pode esclarecer o papel das variáveis bióticas e abióticas sobre *P. loyola* ao longo do tempo. Ao se determinar que o padrão de ocorrência e abundância de *P. loyola* não resultou de interações bióticas negativas, evidencia-se a estruturação de nichos sugerida para a comunidade da foz do Rio Itiberê. Essa estruturação indica que *P. loyola* está integrada à dinâmica da comunidade receptora e não representa uma ameaça à sua estrutura e composição, e que seu possível impacto pode ter ocorrido imediatamente ou logo após sua introdução (na década de 1990).

O estudo da resistência biótica de uma comunidade, constituída não só por espécies nativas, como também por espécies introduzidas e criptogênicas, contra um organismo exótico, é consistente com a “abordagem de precaução” recomendada pelos estudos de manejo e conservação dos ecossistemas marinhos. Deve-se tratar todas as ameaças possíveis como prováveis e, após a detecção de uma espécie exótica, aplicar a avaliação dos riscos. Tendo em vista que a capacidade de uma comunidade limitar invasões pode ser até favorecida pela presença prévia de espécies introduzidas e que a dinâmica da comunidade capaz de

limitar invasões, pode ser alterada ao longo do tempo, devido à constante introdução de espécies e aos impactos antropogênicos, comuns nas áreas portuárias como a Baía de Paranaguá, recomenda-se o estudo contínuo do *fouling* da foz do Rio Itiberê. Fortes impactos podem tornar-se claros ou problemáticos somente muito tempo depois da invasão.

ANEXO 1

Tabela 1. PERMANOVA pairwise da cobertura dos táxons, sedimento e espaço vazios entre os dias de amostragem. * diferença significativa ($p < 0,05$); n.s. = diferença não significativa.

0 - 75 dias											
dias	t	p	dias	t	p	dias	t	p	dias	t	p
0, 15	1,1425	n.s.	15, 150	2,6738	*	30, 315	2,694	*	45, 495	2,2832	*
0, 30	1,5622	*	15, 165	2,8967	*	30, 330	3,003	*	45, 510	2,4878	*
0, 45	1,0957	n.s.	15, 180	2,669	*	30, 345	2,849	*	45, 525	2,2927	*
0, 60	1,6408	*	15, 195	2,6113	*	30, 360	3,101	*	45, 540	2,2304	*
0, 75	1,6493	*	15, 210	2,7461	*	30, 375	2,528	*	45, 555	2,2418	*
0, 90	1,8523	*	15, 225	2,4781	*	30, 405	2,856	*	45, 570	2,3105	*
0, 105	2,6881	*	15, 255	2,7604	*	30, 420	3,901	*	45, 585	2,6035	*
0, 120	2,7377	*	15, 270	3,0747	*	30, 435	2,798	*	45, 600	2,4887	*
0, 135	2,9853	*	15, 285	3,1532	*	30, 450	2,728	*	45, 615	2,521	*
0, 150	2,7807	*	15, 300	2,7307	*	30, 465	2,444	*	60, 75	0,6579	n.s.
0, 165	2,8731	*	15, 315	2,8495	*	30, 480	2,452	*	60, 90	0,877	n.s.
0, 180	2,7064	*	15, 330	3,3355	*	30, 495	2,616	*	60, 105	1,4412	n.s.
0, 195	2,6879	*	15, 345	3,2575	*	30, 510	2,566	*	60, 120	1,808	*
0, 210	3,0242	*	15, 360	3,5618	*	30, 525	2,486	*	60, 135	1,8812	*
0, 225	2,5998	*	15, 375	2,9555	*	30, 540	2,513	*	60, 150	1,7033	*
0, 255	3,0509	*	15, 405	3,3312	*	30, 555	2,575	*	60, 165	1,8972	*
0, 270	3,4298	*	15, 420	4,5798	*	30, 570	2,683	*	60, 180	1,8543	*
0, 285	3,6257	*	15, 435	3,2306	*	30, 585	3,067	*	60, 195	1,8473	*
0, 300	3,0359	*	15, 450	3,1264	*	30, 600	2,891	*	60, 210	2,1877	*
0, 315	3,1886	*	15, 465	2,7997	*	30, 615	2,931	*	60, 225	1,8013	*
0, 330	3,9855	*	15, 480	2,8231	*	45, 60	1,054	n.s.	60, 255	2,284	*
0, 345	3,9195	*	15, 495	2,7496	*	45, 75	1,116	n.s.	60, 270	2,6041	*
0, 360	4,427	*	15, 510	2,899	*	45, 90	1,316	n.s.	60, 285	2,748	*
0, 375	3,5909	*	15, 525	2,7405	*	45, 105	2,072	*	60, 300	2,3732	*
0, 405	3,9625	*	15, 540	2,7326	*	45, 120	2,198	*	60, 315	2,5154	*
0, 420	5,6487	*	15, 555	2,758	*	45, 135	2,352	*	60, 330	2,955	*
0, 435	3,8063	*	15, 570	2,832	*	45, 150	2,144	*	60, 345	2,8072	*
0, 450	3,696	*	15, 585	3,2191	*	45, 165	2,288	*	60, 360	3,0652	*
0, 465	3,2615	*	15, 600	3,0609	*	45, 180	2,15	*	60, 375	2,4453	*
0, 480	3,2913	*	15, 615	3,106	*	45, 195	2,12	*	60, 405	3,0696	*
0, 495	2,8487	*	30, 45	0,9118	n.s.	45, 210	2,222	*	60, 420	4,2763	*
0, 510	3,1201	*	30, 60	0,8951	n.s.	45, 225	1,967	*	60, 435	2,9329	*
0, 525	2,9441	*	30, 75	0,7865	n.s.	45, 255	2,204	*	60, 450	2,93	*
0, 540	2,8118	*	30, 90	1,008	n.s.	45, 270	2,495	*	60, 465	2,5424	*
0, 555	2,8385	*	30, 105	1,9615	*	45, 285	2,569	*	60, 480	2,4698	*
0, 570	3,0251	*	30, 120	2,2411	*	45, 300	2,118	*	60, 495	2,5924	*
0, 585	3,3749	*	30, 135	2,2285	*	45, 315	2,288	*	60, 510	2,5748	*
0, 600	3,2441	*	30, 150	2,0794	*	45, 330	2,796	*	60, 525	2,4242	*
0, 615	3,3283	*	30, 165	2,3101	*	45, 345	2,693	*	60, 540	2,3693	*
15, 30	1,0242	n.s.	30, 180	2,176	*	45, 360	3,094	*	60, 555	2,3815	*
15, 45	0,7989	n.s.	30, 195	2,162	*	45, 375	2,498	*	60, 570	2,4166	*
15, 60	1,278	n.s.	30, 210	2,4139	*	45, 405	2,893	*	60, 585	2,6894	*
15, 75	1,2386	n.s.	30, 225	2,1062	*	45, 420	4,067	*	60, 600	2,569	*
15, 90	1,6438	*	30, 255	2,5743	*	45, 435	2,812	*	60, 615	2,6239	*
15, 105	2,5472	*	30, 270	2,8177	*	45, 450	2,729	*	75, 90	0,6201	n.s.
15, 120	2,7393	*	30, 285	2,8948	*	45, 465	2,393	*	75, 105	1,3251	n.s.
15, 135	2,7725	*	30, 300	2,6366	*	45, 480	2,384	*	75, 120	1,6364	*

Tabela 1 continuação 75 - 165 dias

dias	t	p	dias	t	p	dias	t	p	dias	t	p
75, 135	1,6982	*	90, 420	3,9575	*	120, 195	1,504	*	135, 525	2,3665	*
75, 150	1,5645	*	90, 435	2,841	*	120, 210	2,205	*	135, 540	2,2063	*
75, 165	1,7782	*	90, 450	2,7697	*	120, 225	1,785	*	135, 555	2,1614	*
75, 180	1,7102	*	90, 465	2,3964	*	120, 255	2,489	*	135, 570	2,1726	*
75, 195	1,7034	*	90, 480	2,3661	*	120, 270	2,94	*	135, 585	2,4069	*
75, 210	2,0815	*	90, 495	2,368	*	120, 285	3,28	*	135, 600	2,2184	*
75, 225	1,7509	*	90, 510	2,3402	*	120, 300	2,853	*	135, 615	2,3953	*
75, 255	2,2169	*	90, 525	2,1993	*	120, 315	2,999	*	150, 165	0,501	n.s.
75, 270	2,5173	*	90, 540	2,0943	*	120, 330	3,623	*	150, 180	0,5422	n.s.
75, 285	2,6677	*	90, 555	2,1115	*	120, 345	3,576	*	150, 195	0,6566	n.s.
75, 300	2,3596	*	90, 570	2,2081	*	120, 360	3,999	*	150, 210	1,4062	n.s.
75, 315	2,3943	*	90, 585	2,5435	*	120, 375	3,044	*	150, 225	1,0711	n.s.
75, 330	2,9091	*	90, 600	2,4114	*	120, 405	3,939	*	150, 255	1,8207	*
75, 345	2,7458	*	90, 615	2,4965	*	120, 420	5,374	*	150, 270	2,1548	*
75, 360	2,9964	*	105, 120	0,762	n.s.	120, 435	3,776	*	150, 285	2,4719	*
75, 375	2,3868	*	105, 135	0,7024	n.s.	120, 450	3,773	*	150, 300	2,2657	*
75, 405	2,8111	*	105, 150	0,5302	n.s.	120, 465	3,223	*	150, 315	2,2921	*
75, 420	3,8768	*	105, 165	1,0014	n.s.	120, 480	3,114	*	150, 330	2,7797	*
75, 435	2,7443	*	105, 180	1,0957	n.s.	120, 495	2,941	*	150, 345	2,7474	*
75, 450	2,6437	*	105, 195	1,2177	n.s.	120, 510	2,9	*	150, 360	3,0777	*
75, 465	2,3392	*	105, 210	1,8837	*	120, 525	2,687	*	150, 375	2,3938	*
75, 480	2,3168	*	105, 225	1,5145	n.s.	120, 540	2,47	*	150, 405	3,2922	*
75, 495	2,3799	*	105, 255	2,2095	*	120, 555	2,382	*	150, 420	4,4523	*
75, 510	2,3393	*	105, 270	2,5726	*	120, 570	2,367	*	150, 435	3,1938	*
75, 525	2,2396	*	105, 285	2,8751	*	120, 585	2,59	*	150, 450	3,1252	*
75, 540	2,1945	*	105, 300	2,6114	*	120, 600	2,481	*	150, 465	2,738	*
75, 555	2,2092	*	105, 315	2,6581	*	120, 615	2,673	*	150, 480	2,5362	*
75, 570	2,2732	*	105, 330	3,1743	*	135, 150	0,467	n.s.	150, 495	2,4806	*
75, 585	2,6438	*	105, 345	3,0775	*	135, 165	0,939	n.s.	150, 510	2,3152	*
75, 600	2,5036	*	105, 360	3,3814	*	135, 180	1,064	n.s.	150, 525	2,1073	*
75, 615	2,5587	*	105, 375	2,6392	*	135, 195	1,166	n.s.	150, 540	1,9312	*
90, 105	0,9425	n.s.	105, 405	3,4729	*	135, 210	1,814	*	150, 555	1,8443	*
90, 120	1,3311	n.s.	105, 420	4,6909	*	135, 225	1,532	n.s.	150, 570	1,8735	*
90, 135	1,3932	n.s.	105, 435	3,3598	*	135, 255	2,13	*	150, 585	2,0768	*
90, 150	1,2111	n.s.	105, 450	3,3051	*	135, 270	2,494	*	150, 600	1,9133	*
90, 165	1,3675	n.s.	105, 465	2,8895	*	135, 285	2,805	*	150, 615	2,0861	*
90, 180	1,4507	n.s.	105, 480	2,7431	*	135, 300	2,661	*	165, 180	0,5002	n.s.
90, 195	1,4423	n.s.	105, 495	2,6989	*	135, 315	2,647	*	165, 195	0,6073	n.s.
90, 210	1,8848	*	105, 510	2,549	*	135, 330	3,087	*	165, 210	1,3298	n.s.
90, 225	1,534	*	105, 525	2,3941	*	135, 345	3,031	*	165, 225	1,0468	n.s.
90, 255	2,1577	*	105, 540	2,2419	*	135, 360	3,295	*	165, 255	1,7034	*
90, 270	2,4701	*	105, 555	2,2059	*	135, 375	2,608	*	165, 270	1,9795	*
90, 285	2,6805	*	105, 570	2,2285	*	135, 405	3,502	*	165, 285	2,3059	*
90, 300	2,3986	*	105, 585	2,4646	*	135, 420	4,551	*	165, 300	2,2023	*
90, 315	2,4704	*	105, 600	2,3085	*	135, 435	3,407	*	165, 315	2,0969	*
90, 330	2,9053	*	105, 615	2,464	*	135, 450	3,391	*	165, 330	2,6936	*
90, 345	2,8037	*	120, 135	0,7231	n.s.	135, 465	2,966	*	165, 345	2,6185	*
90, 360	2,9952	*	120, 150	0,856	n.s.	135, 480	2,803	*	165, 360	2,9755	*
90, 375	2,3834	*	120, 165	1,3482	n.s.	135, 495	2,769	*	165, 375	2,3551	*
90, 405	2,8656	*	120, 180	1,3755	n.s.	135, 510	2,577	*	165, 405	3,1135	*

Tabela 1 continuação 165 - 300 dias

dias	t	p	dias	t	p	dias	t	p	dias	t	p
165, 420	4,4017	*	195, 345	1,9695	*	225, 345	1,635	n.s.	270, 420	3,1393	*
165, 435	3,0216	*	195, 360	2,302	*	225, 360	1,982	*	270, 435	1,9421	*
165, 450	2,9491	*	195, 375	1,8652	*	225, 375	1,561	n.s.	270, 450	1,8017	*
165, 465	2,5941	*	195, 405	2,6304	*	225, 405	2,324	*	270, 465	1,6065	n.s.
165, 480	2,3386	*	195, 420	3,6681	*	225, 420	3,293	*	270, 480	1,22	n.s.
165, 495	2,2945	*	195, 435	2,5146	*	225, 435	2,229	*	270, 495	1,3471	n.s.
165, 510	2,0584	*	195, 450	2,3922	*	225, 450	2,122	*	270, 510	1,0249	n.s.
165, 525	1,9084	*	195, 465	2,0864	*	225, 465	1,857	*	270, 525	0,8793	n.s.
165, 540	1,7218	*	195, 480	1,8346	*	225, 480	1,567	n.s.	270, 540	0,8428	n.s.
165, 555	1,7451	*	195, 495	1,7652	*	225, 495	1,591	*	270, 555	0,6985	n.s.
165, 570	1,8693	*	195, 510	1,5425	n.s.	225, 510	1,362	n.s.	270, 570	0,7748	n.s.
165, 585	2,0681	*	195, 525	1,3749	n.s.	225, 525	1,216	n.s.	270, 585	0,9898	n.s.
165, 600	1,8622	*	195, 540	1,2285	n.s.	225, 540	1,102	n.s.	270, 600	0,6903	n.s.
165, 615	2,0257	*	195, 555	1,173	n.s.	225, 555	0,979	n.s.	270, 615	0,5738	n.s.
180, 195	negativo	-	195, 570	1,2314	n.s.	225, 570	1,019	n.s.	285, 300	0,6706	n.s.
180, 210	0,8616	n.s.	195, 585	1,4621	n.s.	225, 585	1,21	n.s.	285, 315	0,5542	n.s.
180, 225	0,5923	n.s.	195, 600	1,2388	n.s.	225, 600	1,041	n.s.	285, 330	0,3537	n.s.
180, 255	1,2906	n.s.	195, 615	1,3749	n.s.	225, 615	1,133	n.s.	285, 345	0,6449	n.s.
180, 270	1,5372	n.s.	210, 225	0,4553	n.s.	255, 270	0,311	n.s.	285, 360	1,4002	n.s.
180, 285	1,8589	*	210, 255	0,3575	n.s.	255, 285	0,583	n.s.	285, 375	1,118	n.s.
180, 300	1,7938	*	210, 270	0,5929	n.s.	255, 300	0,703	n.s.	285, 405	2,1258	*
180, 315	1,735	*	210, 285	0,894	n.s.	255, 315	0,647	n.s.	285, 420	3,0495	*
180, 330	2,2271	*	210, 300	1,0662	n.s.	255, 330	1,075	n.s.	285, 435	1,9174	*
180, 345	2,2426	*	210, 315	0,939	n.s.	255, 345	1,19	n.s.	285, 450	1,7926	n.s.
180, 360	2,5799	*	210, 330	1,4049	n.s.	255, 360	1,762	*	285, 465	1,6431	n.s.
180, 375	2,0758	*	210, 345	1,4322	n.s.	255, 375	1,374	n.s.	285, 480	1,2116	n.s.
180, 405	2,8881	*	210, 360	1,9503	*	255, 405	2,226	*	285, 495	1,5169	n.s.
180, 420	3,9192	*	210, 375	1,5086	n.s.	255, 420	3,2	*	285, 510	1,2136	n.s.
180, 435	2,7759	*	210, 405	2,4193	*	255, 435	2,068	*	285, 525	1,0373	n.s.
180, 450	2,6678	*	210, 420	3,4077	*	255, 450	1,934	*	285, 540	1,1218	n.s.
180, 465	2,3371	*	210, 435	2,3012	*	255, 465	1,657	n.s.	285, 555	0,9613	n.s.
180, 480	2,0628	*	210, 450	2,1201	*	255, 480	1,341	n.s.	285, 570	0,9951	n.s.
180, 495	1,9413	*	210, 465	1,8766	*	255, 495	1,331	n.s.	285, 585	1,2237	n.s.
180, 510	1,7295	*	210, 480	1,5245	n.s.	255, 510	1,158	n.s.	285, 600	0,9616	n.s.
180, 525	1,5864	*	210, 495	1,5758	*	255, 525	0,885	n.s.	285, 615	0,8215	n.s.
180, 540	1,36	n.s.	210, 510	1,2949	n.s.	255, 540	0,794	n.s.	300, 315	0,4482	n.s.
180, 555	1,3342	n.s.	210, 525	1,055	n.s.	255, 555	0,591	n.s.	300, 330	0,9803	n.s.
180, 570	1,4106	n.s.	210, 540	0,9269	n.s.	255, 570	0,611	n.s.	300, 345	1,0466	n.s.
180, 585	1,6002	n.s.	210, 555	0,7552	n.s.	255, 585	0,86	n.s.	300, 360	1,7719	*
180, 600	1,4322	n.s.	210, 570	0,8539	n.s.	255, 600	0,574	n.s.	300, 375	1,3711	n.s.
180, 615	1,6008	n.s.	210, 585	1,033	n.s.	255, 615	0,531	n.s.	300, 405	2,1561	*
195, 210	0,7479	n.s.	210, 600	0,7673	n.s.	270, 285	0,287	n.s.	300, 420	3,216	*
195, 225	0,3443	n.s.	210, 615	0,9054	n.s.	270, 300	0,699	n.s.	300, 435	1,9331	*
195, 255	1,0475	n.s.	225, 255	0,75	n.s.	270, 315	0,463	n.s.	300, 450	1,7801	*
195, 270	1,3046	n.s.	225, 270	0,9903	n.s.	270, 330	0,699	n.s.	300, 465	1,5364	n.s.
195, 285	1,6165	n.s.	225, 285	1,2622	n.s.	270, 345	0,935	n.s.	300, 480	1,2469	n.s.
195, 300	1,6221	*	225, 300	1,2465	n.s.	270, 360	1,586	n.s.	300, 495	1,2022	n.s.
195, 315	1,5194	n.s.	225, 315	1,2481	n.s.	270, 375	1,268	n.s.	300, 510	1,2746	n.s.
195, 330	1,9931	*	225, 330	1,625	n.s.	270, 405	2,16	*	300, 525	1,0659	n.s.

Tabela 2. Porcentagem de cobertura das espécies mais abundantes (cuja cobertura média foi maior ou igual a 5% em pelo menos um dos períodos amostrais) no período de 300 a 375 dias nos tratamentos comPL e sem PL. O sombreado mostra a colonização simultânea entre as réplicas dos tratamentos.

dias	Porifera sp. 1		Campanulariidae		Cirripedia sp.		<i>Hippoporina indica</i>	
	comPL	semPL	comPL	semPL	comPL	semPL	comPL	semPL
300	0,0	1,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
300	0,0	24,4	0,0	30,3	0,0	0,0	0,0	5,9
300	16,1	2,5	13,3	0,0	0,6	0,0	2,8	0,0
300	3,4	0,0	25,6	0,0	0,3	0,0	2,5	0,0
300	0,0	16,7	35,2	37,4	0,0	0,0	44,8	0,0
315	0,0	1,2	0,0	0,0	1,9	0,0	0,0	0,0
315	0,0	25,9	0,0	20,4	6,5	0,0	0,0	10,5
315	18,5	21,6	12,7	16,7	0,0	0,0	2,5	0,0
315	2,8	0,0	19,4	4,6	0,0	0,0	0,0	0,0
315	0,0	10,2	37,4	29,3	0,0	0,0	53,1	2,2
330	0,0	0,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
330	0,0	5,9	17,0	81,2	0,0	0,0	0,0	8,0
330	5,3	20,4	36,1	37,0	0,0	0,0	0,0	0,0
330	0,6	0,0	26,6	13,6	0,0	0,0	0,0	0,0
330	0,0	6,8	44,1	75,3	0,6	0,0	52,2	0,0
345	0,0	0,6	0,0	35,0	0,0	0,0	0,0	0,0
345	0,0	5,9	18,5	88,0	0,9	0,0	0,0	6,2
345	10,2	15,7	25,6	53,7	0,0	0,0	0,0	0,0
345	4,9	0,0	21,3	5,9	0,0	0,0	0,0	0,0
345	0,0	6,2	62,4	44,8	0,0	0,0	32,7	0,0
360	0,0	0,0	3,4	50,3	0,0	0,0	0,0	0,0
360	7,7	3,7	19,2	88,3	0,0	0,0	0,0	8,0
360	9,0	10,5	29,3	73,8	0,0	0,0	0,0	0,0
360	4,9	0,0	9,3	68,8	1,2	0,0	0,0	0,0
360	0,0	9,3	63,0	83,0	0,0	0,0	37,0	0,0
375	0,0	0,0	1,2	98,8	0,0	0,0	0,0	0,0
375	0,0	7,4	27,8	82,7	56,5	0,0	0,0	9,9
375	16,1	41,1	13,3	56,8	0,6	0,0	0,0	0,0
375	4,0	0,0	21,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
375	0,0	6,8	72,8	91,7	0,0	0,0	24,7	0,0

ANEXO II

Tabela 1. Número de colônias de *P. loyola* considerado em cada quinzena nos tratamentos PL e controle para realização da ANOVA de medidas repetidas da área e da taxa de crescimento.

Número de colônias em cada tratamento		
Quinzena	Área (cm ²)	Taxa de crescimento (cm ² /dia)
0	2	-
15	2	2
30	2	1
45	0	0
60	0	0
75	0	0
90	0	0
105	0	0
120	1	0
135	1	0
150	1	0
165	2	0
180	3	2
195	3	2
210	3	3
225	4	3
240	4	4
255	4	4
270	3	3
285	4	3
300	4	4
315	4	4
330	4	4
345	3	3
360	2	0
375	0	0
390	0	0
405	2	0
420	2	2
435	2	2
450	2	2
465	2	2
480	2	2
495	2	2
510	2	2
525	2	2
540	2	2
555	3	2
570	3	3
585	3	3
600	3	3

REFERÊNCIAS GERAIS

- Altwater L. (2009) Composição e sazonalidade de Cnidários em substrato artificial, na Foz do Rio Itiberê, Baía de Paranaguá, Paraná. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Brasil:151 pp.
- Altwater L. (2014) Potencial invasor de *Stragulum bicolor* van Ofwegen & Haddad, 2011 na Baía de Paranaguá, Paraná, Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Paraná, Brasil:181 pp.
- Altwater L., Coutinho R. (2015) Colonisation, competitive ability and influence of *Stragulum bicolor* van Ofwegen and Haddad, 2011 (Cnidaria, Anthozoa) on the fouling community in Paranaguá Bay, Southern Brazil. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 462:55–61.
- Arillo A., Bavestrello G., Boero F. (1989) Circannual cycle and oxygen consumption in *Eudendrium glomeratum* studies on a shallow water population. *Marine Ecology* 10:289–301.
- Astudillo J.C., Leung K.M.Y., Bonebrake T.C. (2016) Seasonal heterogeneity provides a niche opportunity for ascidian invasion in subtropical marine communities. *Marine Environmental Research* 122:1–10.
- Bavestrello G., Puce S., Cerrano C., Balduzzi A. (2000) Life history of *Perarella schneideri* (Hydrozoa, Cytaedidae) in the Ligurian Sea. *Scientia Marina* 64:141–146.
- Bavestrello G., Puce S., Cerrano C., Zocchi E., Boero F. (2006) The problem of seasonality of benthic hydroids in temperate waters. *Chemistry and Ecology* 22:197–205.
- Bettim A.L. (2013) Sazonalidade de *Podocoryna* sp. nov. (Cnidaria, Hydrozoa, Hydractiniidae) na comunidade de substratos artificiais da foz do Rio Itiberê, Baía de Paranaguá, Paraná. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Brasil:60 pp.
- Bigarella J.J. (2001) Contribuição ao estudo da planície litorânea do Estado do Paraná. *Brazilian Archives of Biology and Technology Jubilee* Vo:65–110.

- Blakeslee A.M.H., Canning-Clode J., Lind E.M., Quilez-Badia G. (2011) Biological invasions in the 21st century: ecological impacts, predictions, and management across land and sea. *Environmental Research* 111:891–892.
- Blossey B., Notzold R. (1995) Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants - a hypothesis. *Journal of Ecology* 83:887–889.
- Boero F., Fresi E. (1986) Zonation and evolution of a rocky bottom hydroid community. *Marine Ecology* 7:123–150.
- Bumbeer J. de A., Rocha R.M. (2012) Detection of introduced sessile species on the near shore continental shelf in southern Brazil. *Zoologia* 29:126–134.
- Bumbeer J., Rocha R.M. (2016) Invading the natural marine substrates: a case study with invertebrates in South Brazil. *Zoologia* 33:1–7.
- Buss L.W. (1990) Competition within and between encrusting clonal invertebrates. *Trends in Ecology & Evolution* 5:352–356.
- Buss L.W., Grosberg R.K. (1990) Morphogenetic basis for phenotypic differences in hydroid competitive behaviour. *Nature* 343:63–66.
- Buss L.W., Yund P.O. (1988) A comparison of recent and historical populations of the colonial hydroid *Hydractinia*. *Ecology* 69:646–654.
- Byers J.E. (2002) Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. *Oikos* 97:449–458.
- Byers J.E. (2009) Competition in marine invasions. In: Rilov G, Crooks JA, editors *Biological invasions in marine ecosystems: ecological, management, and geographic perspectives* Vol 204 Berlin Heidelberg: Springer:245–260.
- Byrnes J.E., Reynolds P.L., Stachowicz J.J. (2007) Invasions and extinctions reshape coastal marine food webs. *PloS one* 2:e295.
- Cabral A.C. (2010) Recrutamento ou crescimento: qual é a estratégia para o sucesso de organismos sésseis na estruturação inicial de uma comunidade incrustante? Monografia de Bacharelado, Universidade Federal do Paraná, Brasil: 44 pp.
- Cabral A.C. (2013) Hidrozoários bêmicos em substrato artificial como indicadores de condições ambientais na Baía da Babitonga, Santa Catarina. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Paraná:114 pp.

- Callaway R.M., Ridenour W.M. (2004) Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2:436.
- Cangussu L.C., Altvater L., Haddad M.A., Cabral A.C., Heyse H.L., Rocha R.M. (2010) Substrate type as a selective tool against colonization by non-native sessile invertebrates. *Brazilian Journal of Oceanography* 58: 219–231.
- Carlton J.T. (1996) Pattern, process, and prediction in marine invasion ecology. *Biological Conservation* 78:97–106.
- Catford J.A., Vesk P.A., Richardson D.M., Pyšek P. (2012) Quantifying levels of biological invasion: towards the objective classification of invaded and invisable ecosystems. *Global Change Biology* 18:44–62.
- Cerrano C., Bavestrello G., Puce S., Sarà M. (1998) Biological cycle of *Podocoryna exigua* (Cnidaria: Hydrozoa) from a sandy bottom of the Ligurian Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 78:1101–1111.
- Cerrano C., Puce S., Chiantore M., Bavestrello G., Cattaneo-Vietti R. (2001) The influence of the epizoic hydroid *Hydractinia angusta* on the recruitment of the Antarctic scallop *Adamussium colbecki*. *Polar Biology* 24:577–581.
- Chapin F.S., Zavaleta E.S., Eviner V.T., Naylor R.L., Vitousek P.M., Reynolds H.L., Hooper D.U., Lavorel S., Sala O.E., Hobbie S.E., Mack M.C., Díaz S. (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234–242.
- Chapman J.W., Carlton J.T. (1991) A test of criteria for introduced species: the global invasion by the isopod *Synidotea laevidorsalis* (Miers, 1881). *Journal of Crustacean Biology* 11:386–400.
- Cheng B.S., Hovel K.A. (2010) Biotic resistance to invasion along an estuarine gradient. *Oecologia* 164:1049–1059.
- Clark G.F., Johnston E.L. (2011) Temporal change in the diversity-invasibility relationship in the presence of a disturbance regime. *Ecology letters* 14:52–7.
- Cleland E.E., Smith M.D., Andelman S.J., Bowles C., Carney K.M., Horner-Devine M.C., Drake J.M., Emery S.M., Gramling J.M., Vandermaast D.B. (2004) Invasion in space and time: non-• native species richness and relative abundance respond to interannual variation in productivity and diversity. *Ecology Letters* 7:947–957.

- Colautti R.I., Ricciardi A., Grigorovich I.A., MacIsaac H.J. (2004) Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters* 7:721–733.
- Collin S.B., Edwards P.K., Leung B., Johnson L.E. (2013) Optimizing early detection of non-indigenous species: estimating the scale of dispersal of a nascent population of the invasive tunicate *Ciona intestinalis* (L.). *Marine Pollution Bulletin* 73:64–69.
- Collin S.B., Johnson L.E. (2014) Invasive species contribute to biotic resistance: negative effect of caprellid amphipods on an invasive tunicate. *Biological Invasions* 16:2209–2219.
- Connolly S.R., Moko S. (2003) Space preemption, size-dependent competition, and the coexistence of clonal growth forms. *Ecology* 84:2979–2988.
- Correia M.D., Silva J.L. (1990) Caracterização das comunidades incrustantes e a fauna associada em painéis experimentais na Baía de Paranaguá, Paraná, Brasil. In: Academia de Ciências do Estado de São Paulo (Ed.). II Simpósio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira: Estrutura, Função e Manejo. São Paulo. 498p. ACIESP.pp 89–110.
- Crooks J.A., Rilov G. (2009) The establishment of invasive species. In: Rilov G, Crooks JA, editors *Biological invasions in marine ecosystems: ecological, management, and geographic perspectives* Vol 204 Berlin Heidelberg: Springer:173–174.
- Davis M.A., Grime J.P., Thompson K. (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88:528–534.
- Dean T.A., Hurd L.E. (1980) Development in an estuarine fouling community: the influence of early colonists on later arrivals. *Oecologia* 46:295–301.
- Di Camillo C.G., Bavestrello G., Valisano L., Puce S. (2008) Spatial and temporal distribution in a tropical hydroid assemblage. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 88:1589–1599.
- Dias G.M., Delboni C.G.M., Duarte L.F.L. (2008) Effects of competition on sexual and clonal reproduction of a tunicate: the importance of competitor identity. *Marine Ecology Progress Series* 362:149–156.
- Drake J.M., Lodge D.M. (2004) Global hot spots of biological invasions: evaluating options for ballast-water management. *Proceedings of The Royal Society: Biological Sciences* 271:575–80.

- Dudgeon S.R., Buss L.W. (1996) Growing with the flow: on the maintenance and malleability of colony form in the hydroid *Hydractinia*. *The American Naturalist* 147:667–691.
- Dunstan P.K., Johnson C.R. (2004) Invasion rates increase with species richness in a marine epibenthic community by two mechanisms. *Oecologia* 138:285–292.
- Eastwood M.M., Donahue M.J., Fowler A.E. (2007) Reconstructing past biological invasions: niche shifts in response to invasive predators and competitors. *Biological Invasions* 9:397–407.
- Edwards K.F., Stachowicz J.J. (2010) Multivariate trade-offs, succession, and phenological differentiation in a guild of colonial invertebrates. *Ecology* 91: 3146–3152.
- Edwards K.F., Stachowicz J.J. (2012) Temporally varying larval settlement, competition, and coexistence in a sessile invertebrate community. *Marine Ecology Progress Series* 462:93–102.
- Elton C.S. (1958) *The ecology of invasions by animals and plants*. Chapman and Hall, London:181pp.
- Felippe C. (2016) *Fauna incrustante do Complexo Estuarino de Paranaguá, com ênfase em espécies introduzidas*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Brasil:68 pp.
- Ferguson N., White C.R., Marshall D.J. (2013) Competition in benthic marine invertebrates: the unrecognized role of exploitative competition for oxygen. *Ecology* 94:126–135.
- Fernandez M.O., Navarrete S.A., Marques A.C. (2014) A comparison of temporal turnover of species from benthic cnidarian assemblages in tropical and subtropical harbours. *Marine Biology Research* 11:492–503.
- Ferreira C.E.L., Junqueira A.O.R., Villac M.C., Lopes R.M. (2009) Marine bioinvasions in the Brazilian coast: brief report on history of events, vectors, ecology, impacts and management of non-indigenous species. In: Rilov G, Crooks JA, editors *Biological invasions in marine ecosystems: ecological, management, and geographic perspectives* Vol 204 Berlin Heidelberg: Springer:459–478.

- Ferrel D.L. (2004) Fitness consequences of allorecognition-mediated agonistic interactions in the colonial hydroid *Hydractinia* [GM]. The Biological bulletin 206:173–87.
- Ferrel D.L. (2008) Field fitness, phalanx-guerrilla morphological variation, and symmetry of colonial growth in the encrusting hydroid genus *Hydractinia*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 88:1577–1587.
- Floerl O., Pool T.K., Inglis G.J. (2004) Positive interactions between nonindigenous species facilitate transport by human vectors. Ecological Applications 14:1724–1736.
- Fonseca A., Brandini N., Machado E. da C., Brandini F.P. (2008) Variação espacial e sazonal da produção primária microfitobêntica em uma planície entremarés subtropical, Baía de Paranaguá, Paraná-Brasil. INSULA Revista de Botânica 37:19–34.
- Frank U., Leitz T., Müller W.A. (2001) The hydroid *Hydractinia*: a versatile, informative cnidarian representative. BioEssays 23:963–71.
- Fraschetti S., Giangrande A., Terlizzi A., Boero F. (2003) Pre- and post-settlement events in benthic community dynamics. Oceanologica Acta 25:285–295.
- Fridley J.D., Stachowicz J.J., Naeem S., Sax D.F., Seabloom E.W., Smith M.D., Stohlgren T.J., Tilman D., Holle B., Naeem S., Tllman D., von Holle B. (2007) The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. Ecology 88:3–17.
- Gestoso I., Arenas F., Olabarria C. (2014) Biotic resistance and facilitation of a nonindigenous mussel vary with environmental context. Marine Ecology Progress Series 506:163–173.
- Gild S., Frank U., Mokady O. (2003) Allogeneic interactions in *Hydractinia*: is the transitory chimera beneficial? The International Journal of Developmental Biology 47:433–8.
- Gili J.-M., Hughes R.G. (1995) The ecology of marine benthic hydroids. In: Ansell A. D., Gibson R. N., Barnes M., editors. The Oceanography and Marine Biology: an Annual Review. Scotland: UCL Press.pp 351–426.
- Giménez L., Jenkins S.R. (2013) Combining traits and density to model recruitment of sessile organisms. PloS one 8:e57849.

- Grosholz E. (2002) Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 17:22–27.
- Grosholz E.D., Ruiz G.M., Dean C.A., Shirley K.A., Maron J.L., Connors P.G. (2000) The impacts of a nonindigenous marine predator in a California bay. *Ecology* 81:1206–1224.
- Haddad M.A., Bettim A.L., Miglietta M.P. (2014) *Podocoryna loyola*, n. sp. (Hydrozoa, Hydractiniidae): a probably introduced species on artificial substrate from southern Brazil. *Zootaxa* 3796:494–506.
- Hart M.W., Grosber (1999) Kin interactions in a colonial Hydrozoan (*Hydractinia symbiolongicarpus*): population structure on a mobile landscape. *Evolution* 53:793–805.
- Hart S.P., Marshall D.J. (2012) Advantages and disadvantages of interference-competitive ability and resource-use efficiency when invading established communities. *Oikos* 121:396–402.
- Harvell C.D. (1990) The ecology and evolution of inducible defenses. *The Quarterly Review of Biology* 65:323–340.
- Hedge L.H., Johnston E.L. (2012) Propagule pressure determines recruitment from a commercial shipping pier. *Biofouling* 28:73–85.
- Henriksson A., Yu J., Wardle D.A., Englund G. (2015) Biotic resistance in freshwater fish communities: species richness, saturation or species identity? *Oikos* 124:1058–1064.
- Hirsch P.E., N’Guyen A., Adrian-Kalchhauser I., Burkhardt-Holm P. (2016) What do we really know about the impacts of one of the 100 worst invaders in Europe? A reality check. *Ambio* 45:267–279.
- Holloway M.G., Keough M.J. (2002) Effects of an introduced polychaete, *Sabella spallanzanii*, on the development of epifaunal assemblages. *Marine Ecology Progress Series* 236:137–154.
- Hooper D.U., Dukes J.S. (2010) Functional composition controls invasion success in a California serpentine grassland. *Journal of Ecology* 98:764–777.
- Hughes R.G. (1983) The life-history of *Tubularia indivisa* (Hydrozoa: Tubulariidae) with observations on the status of *T. ceratogyne*. *Journal of Marine Biological Association of United Kingdom* 63:467–479.

- Hurlbut C.J. (1991) Community recruitment: settlement and juvenile survival of seven co-occurring species of sessile marine invertebrates. *Marine Biology* 109:507–515.
- Jackson J.B.C. (1977) Competition on marine hard substrata: the adaptive significance of solitary and colonial strategies. *The American Naturalist* 111:743–767.
- Kang R., Park H., Won K., Kim J., Levings C. (2005) Competition as a determinant of the upper limit of subtidal kelp *Okamura* in the southern coast of Korea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 314:41–52.
- Karlson R.H. (1978) Predation and space utilization patterns in a marine epifaunal community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 31:225–239.
- Karlson R.H. (1981) A simulation study of growth inhibition and predator resistance in *Hydractinia echinata*. *Ecological Modelling* 13:29–47.
- Kauano R.V., Roper J.J., Rocha R.M. (2017) Small boats as vectors of marine invasion: neither speed nor desiccation limit transport. *Marine Biology*:1–10.
- Keough M.J. (1998) Responses of settling invertebrate larvae to the presence of established recruits. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 231:1–19.
- Keough M.J., Downes B.J. (1982) Recruitment of marine invertebrates: the role of active larval choices and early mortality. *Oecologia* 54:348–352.
- Kimbrow D.L., Cheng B.S., Grosholz E.D. (2013) Biotic resistance in marine environments. *Ecology Letters* 16:821–833.
- Kimmerer W.J., Gartside E., Orsi J.J. (1994) Predation by an introduced clam as the likely cause of substantial declines in zooplankton of San Francisco Bay. *Marine Ecology Progress Series* 113:81–93.
- Kolm H.E., Schoenenberger M.F., Rocha Piemonte M., Souza P.S.A., Schnell e Scühli G., Mucciato M.B., Mazzuco R., Mazzuco R. (2002) Spatial variation of bacteria in surface waters of Paranaguá and Antonina Bays, Paraná, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 45:27–34.
- Krassoi F.R., Brown K.R., Bishop M.J., Kelaher B.P., Summerhayes S. (2008) Condition-specific competition allows coexistence of competitively superior exotic oysters with native oysters. *The Journal of Animal Ecology* 77:5–15.

- Kremer L., Rocha R.M. (2011) The role of *Didemnum perlucidum* F. Monniot, 1983 (Tunicata, Ascidiacea) in a marine fouling community. *Aquatic Invasions* 6:441–449.
- Kremer L.P., Rocha R.M. (2016) The biotic resistance role of fish predation in fouling communities. *Biological Invasions* 18:3223–3237.
- Kremer L.P., Rocha R.M., Roper J.J. (2010) An experimental test of colonization ability in the potentially invasive *Didemnum perlucidum* (Tunicata, Ascidiacea). *Biological Invasions* 12:1581–1590.
- Kroiher M., Berking S. (1999) On natural metamorphosis inducers of the cnidarians *Hydractinia echinata* (Hydrozoa) and *Aurelia aurita* (Scyphozoa). *Helgoland Marine Research* 53:118–121.
- Lana P.C. (1986) Macrofauna bentica de fundos nao consolidados da Baía de Paranaguá (PR). *Nerítica* 1:79–89.
- Lana P.C., Marone E., Lopes R.M., Machado E. da C. (2001) The subtropical estuarine complex of Paranaguá Bay, Brazil. *Ecological Studies* 144:131–145.
- Lenz M., Gama B.A.P., Gerner N. V., Gobin J., Gröner F., Harry A., Jenkins S.R., Kraufvelin P., Mummelthei C., Sareyka J., Xavier E.A., Wahl M. (2011) Non-native marine invertebrates are more tolerant towards environmental stress than taxonomically related native species: results from a globally replicated study. *Environmental Research* 111:943–952.
- Levine J.M., Adler P.B., Yelenik S.G. (2004) A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* 7:975–989.
- Lockwood B.L., Somero G.N. (2011) Invasive and native blue mussels (genus *Mytilus*) on the California coast: the role of physiology in a biological invasion. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 400:167–174.
- Lockwood J.L., Cassey P., Blackburn T.M. (2009) The more you introduce the more you get: the role of colonization pressure and propagule pressure in invasion ecology. *Diversity and Distributions* 15:904–910.
- Luz B.L.P. (2012) Espécies exóticas incrustantes nas Baías de Guaratuba e Paranaguá, Paraná. Relatório de pesquisa do 20º EVINCI da Universidade Federal do Paraná, Curitiba:20 pp.

- Macedo P.P.B. (2012) Fauna associada ao cultivo de vieiras - *Nodipecten nodosus* (Linnaeus, 1758) (Mollusca, Pectinidae) - na enseada de Armação do Itapocoroy, Penha, SC. Dissertação Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Paraná:143 pp.
- Marone E., Machado E. da C., Lopes R.M., Silva E.T. (2005) Land-ocean fluxes in the Paranaguá Bay estuarine system, southern Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography* 53:169–181.
- Marques A.C. (2011) Invasives: sea of data still to come. *Science* 333:936.
- Marraffini M.L., Geller J.B. (2015) Species richness and interacting factors control invasibility of a marine community. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282:20150439.
- Martins C.C., Braun J.A.F., Seyffert B.H., Machado E. da C., Fillmann G. (2010) Anthropogenic organic matter inputs indicated by sedimentary fecal steroids in a large South American tropical estuary (Paranaguá estuarine system, Brazil). *Marine Pollution Bulletin* 60:2137–2143.
- Martins C.C., Seyffert B.H., Braun J.A.F., Fillmann G. (2011) Input of organic matter in a large south american tropical estuary (Paranaguá Estuarine System, Brazil) indicated by sedimentary sterols and multivariate statistical approach. *Journal of the Brazilian Chemical Society* 22:1585–1594.
- Maughan B.C., Barnes D.K.A. (2000) Seasonality of competition in early development of subtidal encrusting communities. *Marine Ecology* 21:205–220.
- McFadden C.S. (1986) Laboratory evidence for a size refuge in competitive interactions between the hydroids *Hydractinia echinata* (Flemming) and *Podocoryne carnea* (Sars). *The Biological Bulletin*:161–174.
- McFadden C.S., McFarland M.J., Buss L.W. (1984) Biology of hydractiniid hydroids. 1. Colony ontogeny in *Hydractinia echinata* (Flemming). *Biological Bulletin* 166:54.
- McQuaid C.D., Arenas F. (2009) Biological invasions: insights from marine benthic communities. In: Wahl M, editor *Marine hard bottom communities: patterns, dynamics, diversity and change Ecological Studies* 206, Verlag Berlin, Heidelberg Springer:309–320.

- Meek M.H., Wintzer A.P., Wetzel W.C., May B. (2012) Climate change likely to facilitate the invasion of the non-native hydroid, *Cordylophora caspia*, in the San Francisco estuary. *PloS one* 7:e46373.
- Megina C., González-Duarte M.M., López-González P.J., Piraino S. (2012) Harbours as marine habitats: hydroid assemblages on sea-walls compared with natural habitats. *Marine Biology* 160:371–381.
- Menge B.A. (1991) Relative importance of recruitment and other causes of variation in rocky intertidal community structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 146:69–100.
- Menge B.A. (1995) Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs: patterns and importance. *Ecological monographs* 65:21–74.
- Menge B.A., Lubchenco J., Ashkenas L.R. (1985) Diversity, heterogeneity and consumer pressure in a tropical rocky intertidal community. *Oecologia* 65:394–405.
- Miglietta M.P., McNally L., Cunningham, C.W. (2010) Evolution of calcium-carbonate skeletons in the Hydractiniidae. *Integrative and Comparative Biology* 50: 428–435.
- Migotto A.E., Marques A.C., Flynn M.N. (2001) Seasonal recruitment of hydroids (Cnidaria) on experimental panels in the São Sebastião Channel, Southeastern Brazil. *Bulletin of Marine Science* 68:287–298.
- Mineur F., Cook E.J., Minchin D., Bohn K., Macleod A., Maggs C.A. (2012) Changing coasts: marine aliens and artificial structures. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 50:189–234.
- Mizerkowski B.D., Hesse K.-J., Ladwig N., Costa Machado E., Rosa R., Araujo T., Koch D. (2012) Sources, loads and dispersion of dissolved inorganic nutrients in Paranaguá Bay. *Ocean Dynamics* 62:1409–1424.
- Nalepa T.F., Fanslow D.L., Lang G.A. (2009) Transformation of the offshore benthic community in Lake Michigan: recent shift from the native amphipod *Diporeia* spp. to the invasive mussel *Dreissena rostriformis bugensis*. *Freshwater Biology* 54:466–479.
- Narváez D.A., Navarrete S.A., Largier J., Vargas C.A. (2006) Onshore advection of warm water, larval invertebrate settlement, and relaxation of upwelling off central Chile. *Marine Ecology Progress Series* 309:159–173.

- Neves C.S., Rocha R.M. (2008) Introduced and cryptogenic species and their management in Paranaguá Bay, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 51:623–633.
- Neves C.S., Rocha R.M., Pitombo F.B., Roper J.J. (2007) Use of artificial substrata by introduced and cryptogenic marine species in Paranaguá Bay, southern Brazil. *Biofouling* 23:319–30.
- Nogueira Jr M. (2012) Gelatinous zooplankton fauna (Cnidaria, Ctenophora and Thaliacea) from Baía da Babitonga (southern Brazil). *Zootaxa* 3398:1–21.
- Nogueira Jr M., Brandini F.P., Codina J.C.U. (2015) Diel vertical dynamics of gelatinous zooplankton (Cnidaria, Ctenophora and Thaliacea) in a subtropical stratified ecosystem (South Brazilian Bight). *Plos One* 10:e0144161.
- Nogueira Jr M., Pukanski L.E.D.M., Souza-Conceição J.M. (2015) Mesh size effects on assessments of planktonic hydrozoan abundance and assemblage structure. *Journal of Marine Systems* 144:117–126.
- Ojaveer H., Galil B.S., Campbell M.L., Carlton J.T., Canning-Clode J., Cook E.J., Davidson A.D., Hewitt C.L., Jelmert A., Marchini A., McKenzie C.H., Minchin D., Occhipinti-Ambrogi A., Olenin S., Ruiz G.M. (2015) Classification of non-indigenous species based on their impacts: considerations for application in marine management. *PLoS Biology* 15:1–13.
- Ojaveer H., Kotta J. (2015) Ecosystem impacts of the widespread non-indigenous species in the Baltic Sea: literature survey evidences major limitations in knowledge. *Hydrobiologia* 750:171–185.
- Olden J.D., Poff N.L., Douglas M.R., Douglas M.E., Fausch K.D. (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution* 19:18–24.
- Olyarnik S. V., Bracken M.E.S., Byrnes J.E., Hughes A.R., Hultgren K.M., Stachowicz J.J. (2009) Ecological factors affecting community invasibility. In: Rilov G, Crooks JA, editors. *Biological invasions in marine ecosystems: ecological, management, and geographic perspectives*. Vol. 204. Berlin Heidelberg: Springer. pp 215–238.
- Ordóñez V., Rius M., McQuaid C.D., Pineda M.C., Pascual M., Turon X. (2013) Early biotic interactions among introduced and native benthic species reveal cryptic

- predation and shifts in larval behaviour. *Marine Ecology Progress Series* 488:65–79.
- Osman R.W., Whitlatch R.B. (1995a) The influence of resident adults on recruitment: a comparison to settlement. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 190:169–198.
- Osman R.W., Whitlatch R.B. (1995b) The influence of resident adults on larval settlement: experiments with four species of ascidians. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 190:199–220.
- Osman R.W., Whitlatch R.B. (1998) Local control of recruitment in an epifaunal community and the consequences to colonization processes. *Hydrobiologia* 375/376:113–123.
- Osman R.W., Whitlatch R.B. (2007) Variation in the ability of *Didemnum* sp. to invade established communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 342:40–53.
- Padilla D.K., Harvell C.D., Marks J., Helmuth B. (1996) Inducible aggression and intraspecific competition for space in a marine bryozoan, *Membranipora membranacea*. *Limnology and Oceanography* 41:505–512.
- Pawlik J.R. (1992) Chemical ecology of the settlement of benthic marine invertebrates. *Oceanography and Marine Biology - An Annual Review*:273–335.
- Pineda J., Porri F., Starczak V., Blythe J. (2010) Causes of decoupling between larval supply and settlement and consequences for understanding recruitment and population connectivity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 392:9–21.
- Pineda J., Reyns N.B., Starczak V.R. (2008) Complexity and simplification in understanding recruitment in benthic populations. *Population Ecology* 51:17–32.
- Puce S., Bavestrello G., Di Camillo C.G., Boero F. (2007) Symbiotic relationships between hydroids and bryozoans. *Symbiosis* 44:137–143.
- Ralston E.A., Swain G.W. (2014) The ghost of fouling communities past: the effect of original community on subsequent recruitment. *Biofouling* 30:459–71.
- Rilov G., Crooks J.A. (2009) Biological invasions in marine ecosystems: Ecological, Management, and Geographic Perspectives. Berlin: Springer. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, p 642 pp.

- Rius M., Potter E.E., Aguirre J.D., Stachowicz J.J. (2014) Mechanisms of biotic resistance across complex life cycles. *Journal of Animal Ecology* 83:296–305.
- Robinson T.B., Havenga B., van der Merwe M., Jackson S. (2017) Mind the gap – context dependency in invasive species impacts: a case study of the ascidian *Ciona robusta*. *NeoBiota* 32:127–141.
- Rocha R.M., Cangussu L.C., Braga M.P. (2010) Stationary substrates facilitate bioinvasion in Paranaguá Bay in southern Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography* 58:23–28.
- Rocha R.M., Primo C. (2014) Guide for detecting and monitoring introduced marine species. In: Hernández-Zanuy A.C. y Alcolado P.M. (eds) 2014 Métodos para el estudio de la biodiversidad en ecosistemas marinos tropicales de Iberoamérica para la adaptación al cambio climático Red CYTED 410RT0396 E Book Instituto de Oceanología, La Habana
- Rodriguez L.F. (2006) Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. *Biological Invasions* 8:927–939.
- Ruesink J.L. (2007) Biotic resistance and facilitation of a non-native oyster on rocky shores. *Marine Ecology Progress Series* 331:1–9.
- Ruiz G.M., Carlton J.T., Grosholz E.D., Hines A.H. (1997) Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent, and consequences. *American Zoologist* 37:621–632.
- Ruiz G.M., Freestone A.L., Fofonoff P.W., Simkanin C. (2009) Habitat distribution and heterogeneity in marine invasion dynamics: the importance of hard substrate and artificial structure. In: Wahl M, editor. *Marine Hard Bottom Communities: patterns, dynamics, diversity and change*. Berlin: Springer.pp 321–332.
- Sakai A.K., Allendorf F.W., Holt J.S., Lodge D.M., Molofsky J., With K.A., Baughman S., Cabin R.J., Cohen J.E., Ellstrand N.C., Mccauley D.E., O'Neil P., Parker I.M., Thompson J.N., Weller S.G. (2001) The population biology of invasive specie. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32:305–332.
- Sams M.A., Keough M.J. (2012) Contrasting effects of variable species recruitment on marine sessile communities. *Ecology* 93:1153–1163.

- Sams M.A., Keough M.J. (2013) Effects of early recruits on temperate sessile marine community composition depend on other species recruiting at the time. *Oecologia* 173:259–268.
- Schuchert P. (2008) The European athecate hydroids and their medusae (Hydrozoa, Cnidaria): Filifera Part 4. *Revue Suisse de Zoologie* 115:677–757.
- Sebens K.P. (1982) Competition for space: growth rate, reproductive output, and escape in size. *The American Naturalist* 120:189–197.
- Simberloff D. (2009) The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40:81–102.
- Simberloff D., Von Holle B. (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* 1:21–32.
- Smith D.L. (2009) The role of phenotypic plasticity in marine biological invasions. In: Rilov G, Crooks JA, editors *Biological invasions in marine ecosystems: ecological, management, and geographic perspectives* Vol 204 Berlin Heidelberg: Springer:177–200.
- Sorte C.J.B., Williams S.L., Zerebecki R.A. (2010) Ocean warming increases threat of invasive species in a marine fouling community. *Ecology* 91:2198–2204.
- Stachowicz J.J., Byrnes J.E. (2006) Species diversity, invasion success, and ecosystem functioning: Disentangling the influence of resource competition, facilitation, and extrinsic factors. *Marine Ecology Progress Series* 311:251–262.
- Stachowicz J.J., Whitlatch R.B., Osman R.W. (1999) Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem. *Science* 286:1577–1579.
- Standing J.D. (1976) Fouling community structure: effects of the hydroid, *Obelia dichotoma*, on larval recruitment. In: Mackie, GO, editor, *Coelenterate Ecology and Behavior* Plenum Press, New York.pp154-164 .
- Sutherland J.P., Karlson R.H. (1977) Development and stability of the fouling community at Beaufort, North Carolina. *Ecological Monographs* 47:425–446.
- Tilman D. (2004) Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101:10854–61.

- Trygonis V., Sini M. (2012) PhotoQuad: A dedicated seabed image processing software, and a comparative error analysis of four photoquadrat methods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 424-425:99–108.
- Tyrrell M.C., Byers J.E. (2007) Do artificial substrates favor nonindigenous fouling species over native species? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 342:54–60.
- van Ofwegen L.P., Haddad M.A. (2011). A probably invasive new genus and new species of soft coral (Octocorallia: Alcyonacea: Clavulariidae) from Brazil. *Zootaxa* 3107: 38–46.
- Vermeij G.J. (1996) An agenda for invasion biology. *Biological Conservation* 78:3–9.
- Wahl M. (2009) Habitat characteristics and typical functional groups. In: Wahl M, editor *Marine hard bottom communities: patterns, dynamics, diversity and change Ecological Studies* 206, Verlag Berlin, Heidelberg Springer:7–17.
- Walther M., Ulrich R., Kroiher M., Berking S. (1996) Metamorphosis and pattern formation in *Hydractinia echinata*, a colonial hydroid. *The International Journal of Developmental Biology* 40:313–22.
- Watson D.I., O’Riordan R.M., Barnes D.K.A., Cross T. (2005) Temporal and spatial variability in the recruitment of barnacles and the local dominance of *Elminius modestus* Darwin in SW Ireland. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 63:119–131.
- Weis V.M., Keene D.R., Buss L.W. (1985) Biology of Hydractiniid hydroids. 4. Ultrastructure of the planula of *Hydractinia echinata*. *Biological Bulletin* 168:403–418.
- Woodin S.A., Jackson J.B.C. (1979) Interphyletic competition among marine benthos. *American Zoologist* 19:1029–1043.
- Yund P.O., Cunningham C.W., Buss L.W. (1987) Recruitment and postrecruitment interactions in a colonial hydroid. *Ecology* 68:971–982.